

АЛЛЕЛОПАТИЯ КАК МЕХАНИЗМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ, РАСТЕНИЯМИ И НАСЕКОМЫМИ, РАСТЕНИЯМИ И МИКРООРГАНИЗМАМИ

ALLELOPATHY AS A MECHANISM OF INTERACTION PLANTS AND PLANTS, PLANTS AND INSECTS, PLANTS AND MICROORGANISMS

Кондратьев М.Н., Ларикова Ю.С.

РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева
127550, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 49
E-mail: minikondr39@mail.ru

В обзорной статье рассмотрены современные представления о роли аллелопатии во взаимодействии между растительными видами, насекомыми и микроорганизмами в рамках растительных сообществ. Дана характеристика биоценоза и его ведущего структурного компонента фитоценоза, который определяет видовой состав зооценоза, мицелиоценоза и микробиоценоза. Каждая особь биоценоза, выделяя во внешнюю среду различные продукты метаболизма, создаёт вокруг себя специфическую среду, которая для рядом произрастающих растений, растительноядных насекомых, микроорганизмов может быть токсичной, благоприятной или индифферентной. Согласно классическим представлениям Н. Вавилова, В. Сукачёва, Т. Работнова, наряду с конкуренцией за совместное использование энергетических и пищевых ресурсов местообитания, применяется механизм взаимовлияния, осуществляемый путём изменения химических и физических факторов среды. В статье обсуждаются современные подходы к выявлению роли аллелопатии во взаимодействиях между представителями биоты в биогеоценозах, что является весьма актуальным для работ по химической иммунизации растений.

Ключевые слова: биоценоз, аллелопатия, аллелохимические вещества, взаимодействия, аллелохимикалии, биогербициды.

Для цитирования: Кондратьев М.Н., Ларикова Ю.С. АЛЛЕЛОПАТИЯ КАК МЕХАНИЗМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ, РАСТЕНИЯМИ И НАСЕКОМЫМИ, РАСТЕНИЯМИ И МИКРООРГАНИЗМАМИ. *Аграрная наука*. 2019; (2): 57–61.

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-2-57-61>

Характерная особенность всех живых организмов состоит в выделении в окружающую среду продуктов их метаболизма. И в онтогенезе, и в филогенезе основным биологическим принципом организма является принцип последовательной адаптации одних видов к выделяемым в среду продуктам метаболизма других видов. Каждая особь биоценоза, выделяя во внешнюю среду различные продукты метаболизма, создаёт вокруг себя специфическую среду, которая для рядом произрастающих растений, растительноядных насекомых, микроорганизмов может быть токсичной, благоприятной или индифферентной [1]. В 1996 году Международное общество аллелопатии расширило свое определение аллелопатии, включив в него любой процесс, включающий вторичные метаболиты, производимые растениями, микроорганизмами, вирусами и грибами, которые влияют на рост и развитие сельскохозяйственных и биологических систем. Основные цели исследования аллелопатии включают применение наблюдаемых аллелопатических эффектов для сельскохозяйственного производства, сокращение поступления химических пестицидов и последующего загрязнения окружающей среды, а также предоставление эффективных методов устойчивого развития сельскохозяйственного производства и экологических систем [2].

Kondratiev M.N., Larikova Yu.S.

RSAU-Moscow Agricultural Academy named after KA Timiryazev
127550, Russia, Moscow, st. Timiryazevskaya, 49
E-mail: minikondr39@mail.ru

The review article discusses the current understanding of the role of allelopathy in the interaction between plant species, insects and microorganisms within plant communities. The characteristic of the biocenosis and its leading structural component of phytocenosis, which determines the species composition of the zoocenosis, mycocenosis and microbiocenosis, is given. Each individual biocenosis, excreting various metabolic products into the external environment, creates around itself a specific environment that can be toxic, favorable, or indifferent for a number of growing plants, herbivorous insects, microorganisms. According to N.Vavilov, V.Sukachev, T.Rabotnov, a classic concept, along with competition for sharing energy and food resources of the habitat, a mechanism of interaction is used, implemented by changing chemical and physical environmental factors. The article discusses modern approaches to identifying the role of allelopathy in interactions between representatives of biota in biogeocenoses, which is very relevant for work on chemical immunization of plants.

Key words: biocenosis, allelopathy, allelochemical substances, interactions, allelochemicals, bioherbicides.

For citation: Kondratiev M.N., Larikova Yu.S. ALLELOPATHY AS A MECHANISM OF INTERACTION PLANTS AND PLANTS, PLANTS AND INSECTS, PLANTS AND MICROORGANISMS. *Agrarian science*. 2019; (2): 57–61. (In Russ.)

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-2-57-61>

Аллелопатические взаимоотношения — одни из наиболее сложных, так как в данной форме тесно переплетаются прямое и опосредствованное влияние. Прямое влияние предопределяется выделениями растений, а опосредствованное — деятельностью насекомых, микроорганизмов и грибов. Аллелопатическое влияние может иметь как отрицательный, так и положительный характер, поскольку в растительных и микробных выделениях выявлены практически все известные в химии естественные органические соединения. Рассматривая какое-либо конкретное аллелопатическое активное соединение, следует отметить, что оно может иметь ограниченную область действия, например, не быть эффективным против высших растений, если это антибиотик. Вместе с тем, оно может действовать как, например, патулин — антибиотик, проявляющий заметную токсичность и по отношению к высшим растениям. Помимо этого, имеется много колинов, которые подавляют рост микроорганизмов, и много фитонцидов, ингибирующих рост высших растений. Несомненно, имеются маразмизмы, действующие также на микроорганизмы. Многие из отмеченных биологически активных веществ относятся к тем же классам химических соединений, что и ингибиторы (токсины).

У растений, давно введенных в культуру, аллелопатическая активность, как правило, значительно ниже, чем у их диких родственников. Так, наиболее древние культуры пшеница (*Triticum*), овес (*Avena*), рис (*Oryza*), виноград (*Vitis*), табак (*Nicotiana*), картофель (*Solanum tuberosum*), кукуруза (*Zea*) выделяют в окружающую среду очень небольшое количество биологически активных веществ. Более молодые культуры — рожь (*Secale*), гречиха (*Fagopyrum esculentum*), ячмень (*Hordeum*), подсолнечник (*Helianthus*) и особенно совсем молодые — клевер (*Trifolium*), люцерна (*Medicago*), житняк (*Agropyron*), суданская трава (*Sorghum sudanense*), а также большинство интродуцированных из естественной флоры очень активны в аллелопатическом отношении. Выделение растениями метаболитов в окружающую среду находится под влиянием комплекса внутренних и внешних факторов.

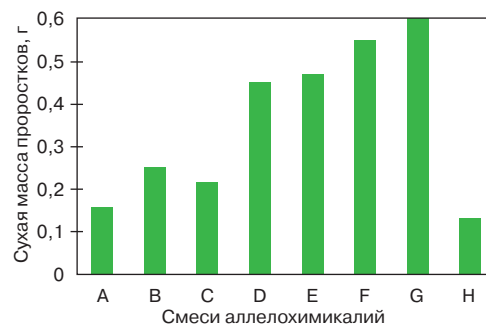
Подавляющее число ингибиторов, содержащихся в растениях, представляет собой смесь изоформ или рацематов, которые оказывают воздействие совместно, усиливая влияние основного компонента или уменьшая его токсический эффект. В процессе выделения ингибиторов из тканей организмов, как правило, ориентируются на компонент, содержащийся в максимуме, наделяя его соответствующей функцией. Остальные компоненты, в связи с трудоёмкостью операций по их выделению и химической очистке, остаются как бы в «тени». В этой связи заслуживают особого внимания исследования не с отдельными ингибиторами, а с их смесью [3]. В данной работе использовались разные концентрации ингибиторов прекоена I и прекоена II, которые являются главными компонентами летучего масла *Ageratum conyzoides*, и комплекс его других вторичных соединений. Воздействию подвергались проростки редьки (*Raphanus*) (Рис. 1). И прекоен I и прекоен II каждый в отдельности и в смеси ингибировали рост проростков редьки, но их ингибирующий эффект был на много слабее, чем, скажем, в том случае, когда в смеси присутствовали другие ингибиторы, содержащиеся в *Ageratum conyzoides* в меньшей концентрации. То есть, фенхилацелат, кариофиллен, бисаболен усиливали ингибирующий эффект прекоенов (рис. 1).

Таким образом, при изучении явления аллелопатии образовалось новое направление — кооперативный эффект комплекса ингибиторов, что, безусловно, осложнит исследователям интерпретацию получаемых ими данных.

Аллелопатия и биотический стресс

У растений, подверженных воздействию патогенных организмов, срабатывают защитные механизмы, которые приводят к увеличению производства, деградации конъюгатов и/или синтезу *de novo* вторичных метаболитов защитного режима действия, которые часто также проявляют аллелопатическую активность. В конечном счете, такие растения, их подстилка, мульча и остатки, имеющие более высокое содержание аллелохимикатов, будут иметь более высокую аллелопатическую активность, когда аллелохимикаты будут выделяться в окружающую среду [4]. Метаболиты корневой системы растений имеют основополагающее значение в формировании микробных комплексов ризосферы. Вещества, продуцируемые организмами, могут служить в качестве аттрактантов, факторов защиты и атаки, для регуляции взаимодействий внутри популяции или внутри биоценоза, для сдерживания конкурентов, за те или иные ресурсы, а, порой, одно и то же вещество может выполнять

Рис. 1. Действие смесей ингибиторов из *Ageratum conyzoides* на рост проростков редьки (*Raphanus*) [3]: А — раствор 0,25М прекоена I; В — раствор 0,5М прекоена II; С — прекоен I + прекоен II; D — прекоен II + бисаболен; Е — прекоен II + кариофиллен; F — прекоен II + фенхилацелат; G — прекоен II + бисаболен + кариофиллен + фенхилацелат; H — бисаболен + кариофиллен



различные функции в зависимости от микроокружения данного организма. Наибольший интерес представляют вещества фенольной природы, которые являются наиболее распространенными токсинами, обладают физиологической активностью и могут выступать активаторами или ингибиторами многих обменных процессов у бактерий. Фенольные соединения корневых выделений растений могут выступать также в роли индукторов (сигнальных веществ) во взаимосвязях растения и микроорганизма. Установлено, что эти соединения являются активизирующим компонентом экссудата корня и обладают способностью экспрессировать гены, необходимые для осуществления последовательных стадий взаимодействия растения-хозяина с микросимбионтом. Аллелохимикаты в почве также провоцируют, хотя и косвенно, еще один биотический стресс для растений-мишеней через воздействие на везикулярно-арбускулярную микоризу (VAM).

Особый случай конкуренции, которая создает биотический стресс для растений, как природных, так и агроэкосистем, — это проникновение экзотических инвазивных видов, которые представляют серьезную угрозу для глобального биологического разнообразия и продуктивности растительных видов. Аллелопатия является одним из механизмов, посредством которых происходит быстрое исчезновение местных видов растений, насекомых и микроорганизмов [5].

Аллелопатия и паразитизмы

Растения при колонизации паразитическими или гемипаразитными растениями испытывают другой биотический стресс из-за полной или частичной зависимости от хозяина и их влияния на экологическую химию микроокружения. Хотя только немногие из ста *Orobanch* ssp. и 28 *Striga* ssp. колонизируют посевы (злаки, бобовые, крестоцветные, томаты, подсолнечник, коноплю, табак), они оказывают огромное влияние на растения и представляют серьезную угрозу для сельского хозяйства в некоторых частях мира. Взаимодействия растений-хозяев с паразитами опосредуются вторичными метаболитами, некоторые из которых известны своей аллелопатической активностью [6]. Таким образом, стресс от паразитов может изменить аллелопатические свойства хозяина, вызывая интенсивную транслокацию углеродных скелетов во вторичные метаболиты растения-хозяина. То есть, изменения в химии вторичных метаболитов

несмотря на то, что они являются основными ступенями защитных механизмов от паразитизма, имеют аллелопатическую природу. С другой стороны, уменьшение содержания аллелопатических соединений (алкалоидов) в растении-хозяине (*Lupinus texensis* и *L. albus*) может быть связано, например, с их поглощением гемипаразитом *Castilleja indivisa*.

Повреждение травоядными

Растения при повреждении травоядными животными активируют защитные реакции, которые состоят из нескольких механизмов, включая увеличение концентрации вторичных метаболитов, многие из которых являются фенольными соединениями. Заражённое растение, имеющее более высокие концентрации фенольных соединений, будет проявлять более высокую аллелопатическую активность, когда эти соединения высвобождаются в окружающую среду. Повышенные концентрации аллелохимикатов, обусловленные повреждением растений вредителями, помимо более высокой аллелопатической активности, могут также влиять на синхронность развития между насекомыми и их хищниками. То есть, предполагается существование комбинаций аллелохимикалий, которые будут сильно вредить насекомым, будучи одновременно благоприятными для их хищников.

Хотя биосинтез, накопление и высвобождение вторичных метаболитов, включая аллелохимические, часто организуются посредством восприятия сигнала растениями-мишенями, за которым следует каскад трансдукции, новая роль аллелопатии — передача сигналов. Это происходит при попадании в окружающую среду веществ не прямого воздействия, так как аллелохимические вещества по отношению к акцепторным растениям имеют сигнальную природу, называемую семиохимическими или химическими сигналами. Растение-хозяин может выделять такие химические вещества, как летучие вещества или корневые экссудаты не только от повреждённых органов, но и системно от не атакованных, которые запускаются на более раннем этапе каскада сигналов (Picket et al., 2003).

Результаты исследований взаимодействий аллелопатии и биотических стрессов, которые запускают каскад аллелопатических эффектов, затрагивающих все уровни трофической зависимости, помимо их ака-

демической ценности, могут быть полезны для практического применения, например, для разработки биоконтролирующих агентов в сельском хозяйстве с низким содержанием химических веществ или органическом сельском хозяйстве, а также в регулировании, восстановлении и управлении экосистемами.

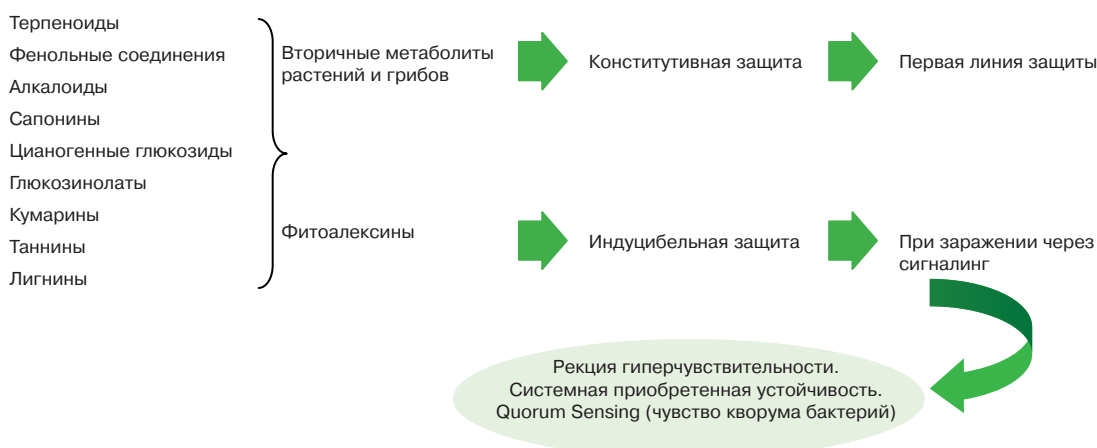
Аллелопатия и защита растений

Устойчивость или восприимчивость растений представляют собой результат взаимодействия двух геномов (растения и паразита), что объясняет многообразие как генов устойчивости растений к одному и тому же виду возбудителя, так и физиологических рас патогена, способных преодолевать действие этих генов. Подобное многообразие является следствием параллельной эволюции паразита и растения-хозяина. Характер ответных реакций растений на повреждения вредителями (образование химических, механических и ростовых барьеров, способность к регенерации повреждённых тканей, замена утраченных органов) играет важную роль в иммунитете растений к насекомым-вредителям. Николай Иванович Вавилов подразделял иммунитет растений на структурный (механический) и химический. Механический иммунитет растений обусловлен морфологическими особенностями растения-хозяина, в частности, наличием защитных приспособлений, которые препятствуют проникновению патогенов в тело растений. Химический иммунитет зависит от химических особенностей растений. Растения на удивление устойчивы к болезням. Они делают это путем мобилизации целого ряда механизмов, от производства и накопления антимикробных агентов до запрограммированной гибели клеток (гиперчувствительный ответ) или индукции систематического иммунитета (рис. 2). Аллелопатические (фитохимические) вещества чаще всего обладают множественной устойчивостью, поскольку они влияют на биологические процессы, которые не являются уникальными для вида или группы видов.

Из-за общей активности они также могут быть токсичными для производящего растения. Поэтому они должны быть изолированы или постоянно выделяться, чтобы избежать аутоинтоксикации. Успешное проникновение патогена зависит от его способности обходить или избегать химикатов для защиты растений. Растительно-патогенный грибок *Stagonospora avenae* способен

Рис. 2. Химическая защита растений от микробов [8]. Quorum Sensing — способность некоторых бактерий общаться и координировать своё поведение за счёт секреции молекулярных сигналов

Вторичные метаболиты



детоксифицировать стероидные токсичные сапонины *Avena sativa* и инфицировать его [9]. Примером стратегии предотвращения защиты являются некоторые грибы, которые могут прорасти и оставаться в состоянии покоя на тканях растений, пока противогрибковые соединения не будут снижены до нетоксичных уровней в тканях, а затем начнут инвазивный рост [10].

Синтез конститутивных или индуцированных защитных химических веществ, по-видимому, связан с частотой и серьезностью атак патогенов. Растениям, которые могут подвергаться частым или серьезным повреждениям, лучше инвестировать в основную защиту, в то время как растения, на которые нападают редко, могут полагаться преимущественно на индуцированную защиту [9]. Одно и то же соединение может служить фитознестестимом у одного вида и фитоалексином у другого. Не только виды, но и части растений могут различаться по содержанию защитных аллелохимикатов; одно соединение может накапливаться в органах растений, которые часто становятся мишенями и отсутствует в других, менее восприимчивых органах.

Характер ассоциаций растений и животных нельзя понять, рассматривая растение и травоядное животное как изолированную пару взаимодействующих организмов. Во многих взаимодействиях между растениями, растениями и насекомыми прямой мишенью для аллелохимикатов являются микроорганизмы, которые действуют в качестве посредников как в отношении толерантности растительного вида к травоядному насекомому, так и в способности травоядного насекомого использовать растительный ресурс. Существует огромное количество растительных и микробных взаимодействий, опосредованных растительными вторичными метаболитами. Некоторые из них могут быть определены как аллелопатические, но только если принимается широкое определение аллелопатии, включая как растения, так и микроорганизмы, как положительные, так и отрицательные эффекты. Такие взаимодействия, связанные с защитой растений, с участием фитознестестимов, фитоалексинов или сигнальных химических веществ, можно отнести к аллелопатическим в широком смысле. Если рассматривается более строгое определение аллелопатии как химическое вмешательство между растениями, станет очевидным, что наиболее важные эффекты аллелопатических соединений, выделяемых растениями против растений, не являются прямыми. Чаще всего вторичные соединения растения-донора сначала влияют на почвенные процессы, биотические и/или абиотические. Изменения в них затем отражаются (или нет) на растении-мишени. Связь между донорами и мишенями обеспечивают, в основном, микроорганизмы, а эффект вторичных соединений носит косвенный характер.

Экологическая роль взаимодействий в системе растение-почва-бактерии

Почвенные микроорганизмы взаимодействуют с растениями различным образом: от мобилизации питательных веществ и улучшения их роста до вызывания заболеваний. Они также производят аллелохимикалии непосредственно или косвенно через преобразование других соединений. Для того, чтобы препятствовать росту растений, аллелохимикалии должны накапливаться и сохраняться в почве ризосферы до фитотоксического уровня. Трансформация аллелохимикалий почвенными микробами может привести к накоплению соединений с измененными биологическими свойствами. Такие биопреобразования влияют непосредственно на производ-

ство аллелопатических соединений в целом. Например, *Actinobacter calcoaceticus* может преобразовывать 2(3H)-бензоксазолинон (BOA) в 2,2'-оксо-1,1'-азобензен (AZOB), который является более сильным ингибитором роста растений. Напротив, бактерия *Pseudomonas putida* разрушает юглон в почве под деревьями грецкого ореха. В противном случае юглон накапливается в почве до фитотоксического уровня. В агроэкосистемах аллелопатические бактерии могут накапливаться на полях, где культура выращивается много лет подряд и в результате снижается урожайность, которая не может быть восстановлена за счёт применения минеральных удобрений. Аллелопатические непатогенные бактерии представлены широким спектром родов. Несмотря на ограниченное число растений, способствующих росту бактерий продуцентов аллелохимикалий, было выявлено значительное число разнообразных ингибиторов роста, которые были выделены и охарактеризованы. Некоторые бактерии могут производить более чем один аллелохимикалий, например, три разных фитотоксина: гелданамицин, нигерицин и гидантоцидин, были выделены из *Streptomyces hygroscopicus*.

В состав аллелопатических бактерий входят и те, которые находятся в ризосфере растений, на поверхности корней, продуцируют и высвобождают фитотоксичные метаболиты (аллелохимикалии), которые негативно отражаются на росте растений. Практическое применение таких бактерий в агрокультуре может способствовать развитию биологических методов борьбы с сорняками, уменьшая расход гербицидов и их воздействие на окружающую среду. Аллелопатические бактерии, в перспективе, могут быть исследованы в качестве нетрадиционного способа контроля за развитием некоторых сорняков. Так как аллелопатические бактерии в отличие от применяемых гербицидов, действуют на конкретные метаболические пути внутри растения, то развитие сорняков может контролироваться для всей популяции, произрастающей в данном месте.

Усилия по получению естественных регулирующих рост растений препаратов аллелохимикалий для применения в сельском хозяйстве, привели к созданию двух коммерческих гербицидов — фосфинотрицина, продукта *Streptomyces viridochromogenes* и биалафоса — продукта *S. hygroscopicus*. Многие виды аллелопатических бактерий не обладают узкой специфичностью действия на видовом уровне, но некоторые обладают определённой избирательностью. Например, двудольные растения более восприимчивы к *Pseudomonas putida*, чем однодольные. Выделение аллелохимикалий из растительных остатков на участках «непрерывного культивирования культур» или в результате деятельности растений — доноров аллелохимикалий могут способствовать развитию определённых видов аллелопатических бактерий.

Заключение

Понимание совместного действия фитотоксинов в исследованиях по аллелопатии затруднено из-за отсутствия четко определенной эталонной модели и методологических проблем. Вторичный метаболит растения является аллелохимическим, если он прямо или косвенно воздействует на вид растения-мишени, и эффект в таком случае является аллелопатическим. Он также является аллелохимическим по отношению к микробам не на уровне отдельных бактериальных штаммов, а на уровне микробного сообщества, структура которого часто резко изменяется в его присутствии. Мы не

должны воспринимать аллелопатию как простое присоединение к прямому взаимодействию между растениями и одновременно пытаться доказать ее важность в естественных условиях или отделить ее от конкуренции. Большинство явлений, называемых аллелопатическим

действием, лучше понять и исследовать с точки зрения химической экологии почвы. Аллелопатия проявляется в природе по-разному. Необходимо расширить сферу её охвата, чтобы включить все аспекты химической экологии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кондратьев М.Н., Карпова Г.А., Ларикова Ю.С. Взаимосвязи и взаимодействия в растительных сообществах. Москва: РГАУ-МСХА, 2014. 300 с.
2. Jabran K., Mahajan G., Sardana V., Chauhan B. Allelopathy for weed control in agricultural systems // *Crop. Prot.* 2015. V. 72. P. 57–65.
3. Kong C., Xu T. Hu F. Study on interactions among allelochemicals of *Ageratum conyzoides* // *Acta Phytoecologica Sinica*. 1998. V. 22. P. 403–408.
4. Einhellig F. An integrated view of allelochemicals amid multiple stresses // *Principles and practices in plant ecology allelochemical interactions* / Eds. Inderjit, Dakshini KMM, Foy, CL.: CRC Press LLC, Boca Raton, USA, 1999. P. 479–494.
5. Inderjit, Wardle D., Karban R., Callaway R. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy // *Trends in Ecology & Evolution*. 2011. V. 26. P. 655–662.
6. Hegazy A. Allelopathy in desert ecosystems: an overview, problems and prospects // *Allelopathy update volume 2 basic and applied aspects* / Eds. Narwal S.S.: Sci. Publ. Inc., Enfield, NH, USA. 1999. P. 163–175.
7. Pickett J., Rasmussen H., Woodcock C., Mattheis M., Napiert J. Plant stress signalling: understanding and exploiting plant-plant interactions // *Biochem Soc Trans.* V. 31. P. 123–127.
8. Vokou D., Chalkos D., Karamanoli K. Microorganisms and allelopathy: a one-sided approach // *Allelopathy. A Physiological Process with Ecological Implications* / Eds. Reigosa M., Pedrol N., Gonzalez L. Springer, 2006, Netherlands. P. 341–372.
9. Wittstock U., Gershenzon J. Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens // *Current Opinion in Plant Biology*. 2002. V. 5. P. 300–307.
10. Osbourn A. Antimicrobial phytoprotectants and fungal pathogens: a commentary // *Fungal Genetics and Biology*. 1999. V. 26. P. 163–168.

ОБ АВТОРАХ:

Кондратьев М.Н., доктор биол. наук, профессор
Ларикова Ю.С., кандидат биол. наук, доцент

REFERENCES

1. Kondratiev M.N., Karpova G.A., Larikova Yu.S. Relationships and interactions in plant communities. Moscow, 2014. 300 p.
2. Jabran K., Mahajan G., Sardana V., Chauhan B. Allelopathy for weed control in agricultural systems // *Crop. Prot.* 2015. V. 72. P. 57–65.
3. Kong C., Xu T. Hu F. Study on interactions among allelochemicals of *Ageratum conyzoides* // *Acta Phytoecologica Sinica*. 1998. V. 22. P. 403–408.
4. Einhellig F. An integrated view of allelochemicals amid multiple stresses // *Principles and practices in plant ecology allelochemical interactions* / Eds. Inderjit, Dakshini KMM, Foy, CL.: CRC Press LLC, Boca Raton, USA, 1999. P. 479–494.
5. Inderjit, Wardle D., Karban R., Callaway R. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy // *Trends in Ecology & Evolution*. 2011. V. 26. P. 655–662.
6. Hegazy A. Allelopathy in desert ecosystems: an overview, problems and prospects // *Allelopathy update volume 2 basic and applied aspects* / Eds. Narwal S.S.: Sci. Publ. Inc., Enfield, NH, USA. 1999. P. 163–175.
7. Pickett J., Rasmussen H., Woodcock C., Mattheis M., Napiert J. Plant stress signalling: understanding and exploiting plant-plant interactions // *Biochem Soc Trans.* V. 31. P. 123–127.
8. Vokou D., Chalkos D., Karamanoli K. Microorganisms and allelopathy: a one-sided approach // *Allelopathy. A Physiological Process with Ecological Implications* / Eds. Reigosa M., Pedrol N., Gonzalez L. Springer, 2006, Netherlands. P. 341–372.
9. Wittstock U., Gershenzon J. Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens // *Current Opinion in Plant Biology*. 2002. V. 5. P. 300–307.
10. Osbourn A. Antimicrobial phytoprotectants and fungal pathogens: a commentary // *Fungal Genetics and Biology*. 1999. V. 26. P. 163–168.

ABOUT THE AUTHORS:

Kondratiev M. N., Dc. Sc. of Biological, Professor
Larikova Yu. S., PhD in Biology, associate Professor