

AGNIESZKA GNIAZDOWSKA

*Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolnictwa i Biologii
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego
Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
e-mail: agniazdowska@alpha.sggw.waw.pl*

ODDZIAŁYWANIA ALLELOPATYCZNE – „NOWA BROŃ” ROŚLIN INWAZYJNYCH

WSTĘP – CO TO SĄ OBCE GATUNKI INWAZYJNE?

Od wieków człowiek znajdował wiele powodów usprawiedliwiających konieczność rozprzestrzeniania gatunków na kuli ziemskiej. Nie ulega wątpliwości, że wprowadzanie do uprawy roślin innych niż naturalnie występujących na danym terenie było podyktowane korzyścią ekonomiczną, pozwoliło na uzyskanie surowców dla potrzeb medycznych, czy też wynikało ze względów kulturowych. Ponad 70% światowej żywności jest produkowane z 9 roślin: pszenicy, kukurydzy, ryżu, ziemniaka, jęczmienia, kasawy, soi, trzciny cukrowej i owsa, uprawianych na terenach z których nie pochodzą (SHARMA i współaut. 2005).

Nie każdy gatunek obcy na danym terenie staje się gatunkiem inwazyjnym i w rzeczywistości dotyczy to bardzo niewielu gatunków. Uznaje się, że liczbę tę definiuje tzw. Reguła dziesiątek (ang. tens rule) (WILLIAMSON i FITTER 1996). Stwierdza ona, że średnio jeden na dziesięć gatunków introdukowanych (świadomie lub przypadkowo) wymyka się spod kontroli, tylko jeden z dziesięciu takich gatunków staje się gatunkiem podlegającym naturalizacji. Z kolei, tylko jeden z dziesięciu naturalizowanych gatunków roślin może przekształcić się w gatunek inwazyjny. Istnieją oczywiście odstępstwa od tej reguły i dotyczą one roślin celowo wprowadzanych do uprawy na danym terenie (gatunki takie są wstępnie selekcjonowane) lub gatunków wprowadzanych do środowisk zurbanizowanych, o słabych glebach, złych warunkach świetlnych i wodnych. Uważa

się, że nagłe zmiany w otoczeniu sprzyjają zjawisku inwazji (HARRINGTON i współaut. 2003), ponieważ powstają wówczas warunki korzystne dla kiełkowania i wzrostu młodych siewek. Wydaje się, że w takiej sytuacji gatunki inwazyjne lepiej wykorzystują szanse jakie daje im środowisko (światło, dostępność związków mineralnych), niż gatunki rodzime. Przykładem może być wzmożone kiełkowanie i wysoki stopień przeżycia siewek dwóch inwazyjnych gatunków, *Melaleuca guinguenervia* i *Schinus terebinthifolius*, w niestabilnych warunkach środowiska, niż w nienaruszonych ekosystemach (Ewel 1986, cyt. za HARRINGTON i współaut. 2003). Jednym z czynników sprzyjających zasiedlaniu nowych terenów przez gatunki roślin inwazyjnych jest ingerencja człowieka w środowisko naturalne, polegająca między innymi na fragmentacji krajobrazu w pobliżu obszarów silnie zurbanizowanych. Tak czy inaczej pojawienie się gatunków inwazyjnych jest w dużej mierze wynikiem działalności człowieka, prowadzącej w rezultacie do „wzbogacania” naturalnych ekosystemów w nowe gatunki.

Definicja obcego gatunku inwazyjnego, podana w 2003 r. przez Global Invasive Species Programme (GISP) mówi o tym, że jest to organizm wywołujący lub mogący wywołać szkodliwy efekt na środowisko, ekonomię i człowieka oraz którego introdukcja i/lub rozprzestrzenianie się zagraża różnorodności biologicznej, (www.gisp.org/about/IAS.asp, www.zbw.pan.krakow.pl/ias). Podobnie w polskiej literaturze obce gatunki inwazyj-

ne definiowane są jako: nie-rodzime organizmy wywołujące lub charakteryzujące się potencjalnymi możliwościami wywołania szkód w środowisku, strat ekonomicznych lub stwarzające zagrożenie dla zdrowia ludzkiego (TOKARSKA-GUZIŁ 2002). Problem gatunków inwazyjnych staje się alarmujący z uwagi na fakt, że wielokrotnie proces biologicznej inwazji jest zjawiskiem nieodwracalnym i może prowadzić do katastrofalnych skutków. Obszerny, popularno-naukowy artykuł na ten temat ukazał się ostatnio w polskojęzycznej wersji National Geographic (MCGRATH 2005).

Wiele gatunków roślin inwazyjnych, zasiedlających z sukcesem nowe ekosystemy i wywołujących drastyczną redukcję gatunków rodzimych, nie charakteryzuje się taką ekspansywnością w swoim naturalnym środowisku. Pojawia się zatem pytanie, dlaczego i jak to się dzieje, że w jednych ekosystemach ta sama roślina koegzystuje „ze swoimi sąsiadami w pokoju”, podczas gdy w innych stanowi dla nich zagrożenie. Z punktu widzenia ekologii wysuwano szereg hipotez, które mogłyby tłumaczyć to zjawisko. Znajdowała się wśród nich hipoteza pustej niszy, raptownych zmian genetycznych w populacji

inwazyjnej w odpowiedzi na presję selekcyjną w nowym środowisku czy też adaptacja do zmian o pochodzeniu antropogenicznym (MACK i współaut. 2000, SAKAI i współaut. 2001). W tłumaczeniu tego zjawiska nie można też pominąć hipotezy naturalnych wrogów wysuniętej przez Darwina w 1859 r., a następnie podtrzymywanej przez wielu badaczy w połowie XX w. (cyt. za HIERRO i CALLAWAY 2003). Pod uwagę brane były też oddziaływania allelopatyczne, głównie ze względu na tworzenie przez gatunki roślin inwazyjnych zwartych monokulturowych skupisk. Obszerny przegląd hipotez tłumaczących przyczyny omawianego zjawiska znajdzie zainteresowany Czytelnik w artykułach przeglądowych HIERRO i współaut. (2005) i SHARMA i współaut. (2005).

W 2004 r. CALLAWAY i RIDENOUR opublikowali pracę dotyczącą roli oddziaływań allelopatycznych w konkurencji roślin inwazyjnych z lokalnymi. W artykule tym autorzy sugerują, że rośliny inwazyjne mogą się rozprzestrzeniać i wygrywać walkę z gatunkami rodzimymi dzięki broni chemicznej, w którą zostały wyposażone przez naturę.

ROLA ODDZIAŁYWAŃ ALLELOPATYCZNYCH W PROCESIE INWAZJI OBCYCH GATUNKÓW

Allelopatia jest definiowana jako wzajemne oddziaływanie pomiędzy roślinami oraz roślinami i mikroorganizmami (zwłaszcza mikroorganizmami glebowymi) o charakterze biochemicznym, wywołujące zarówno efekty negatywne, jak i pozytywne. Jednak w przeważającej ilości badań notowany jest negatywny skutek oddziaływań allelopatycznych. Poznane do tej pory oddziaływania allelopatyczne dotyczą w większości przypadków związków chemicznych, stanowiących produkty metabolizmu wtórnego, które są wydzielane przez korzenie roślin do ryzosfery i bezpośrednio (lub po przekształceniach przez mikroorganizmy glebowe) wpływają na wzrost i rozwój sąsiednich roślin. Obecność w glebie dużych ilości substancji absorbujących, np. aktywnego węgla, redukuje, bądź znosi negatywny efekt allelopatin (INDERJIT i CALLAWAY 2003). To zjawisko jest wykorzystywane w badaniach, w których ważne jest oddzielenie konkurencji pomiędzy roślinami o zasoby środowiskowe od oddziaływań o charakterze allelochemicznym. Zagadnieniu allelopatii został poświęcony artykuł przeglą-

dowy w KOSMOSIE (GNIAZDOWSKA i współaut. 2004). W literaturze polskiej kompleksowy opis oddziaływań allelopatycznych zainteresowany Czytelnik znajdzie ponadto w opracowaniu zbiorowym pt. „Biochemiczne oddziaływania środowiskowe” (OLESEK i współaut. 2001).

Fakt, że rośliny obcego pochodzenia tworzą jednogatunkowe fitocenozy, nasunął naukowcom przypuszczenie, że mechanizm zwycięstwa gatunków inwazyjnych może być inny niż konkurencja, a w szczególności konkurencja o związki mineralne. Literatura dotycząca roślin inwazyjnych i oddziaływań allelopatycznych dotyczy głównie takich roślin jak: *Eltrygia repens* (ex. *Agropyron*), kilku odmian gatunku *Centaurea*, *Cyperus rotundus* (CALLAWAY i ASCHEHOUG 2000, BAIS i współaut. 2002, RIDENOUR i CALLAWAY 2001). Zaproponowana przez CALLAWAY i RIDENOUR (2004) hipoteza „nowej broni chemicznej” zakłada, że rośliny inwazyjne produkują związki allelopatyczne, które są niezwykle toksyczne dla roślin i mikroorganizmów glebowych żyjących w opanowanych siedli-

skach, a które wykazują tylko niewielki potencjał allelopatyczny w stosunku do populacji naturalnych, z których wywodzi się dany gatunek inwazyjny. Koewolucja taka wydaje się możliwa z uwagi na fakt zidentyfikowania ponad 100000 różnych związków allelopatycznych, których działanie wielokrotnie jest gatunkowo-specyficzne.

Wśród roślin inwazyjnych dużą liczbę stanowią rośliny zaliczane do chwastów. W drugiej połowie XX w. w alarmującym tempie zaczęły się powiększać zajmowane przez nie tereny. W 1985 r. wynosiły one około 6,25 milionów hektarów, w 1995 r. wzrosły do 22,5 miliona hektarów, by w 2002 r. osiągnąć 47,5 miliona hektarów (INDERJIT i BHOWMIK 2002). Zjawisko to zdaje się być więc w obecnych czasach poważnym problemem, stanowiąc jednocześnie jeden z negatywnych aspektów oddziaływań allelopatycznych. Na liście 100 najgroźniejszych gatunków inwazyjnych na ziemi (obejmującej mikroorganizmy, rośliny i zwierzęta) znajduje się kilkanaście gatunków chwastów, wśród nich rodzime w Polsce: krwawnica, *Lythrum salicaria* czy wilczomlec, *Euphorbia esula* (www.issg.org/database).

Gatunkami inwazyjnymi Ameryki Północnej są rośliny z gatunku *Centaurea*: *C. diffusa* i *C. maculosa*, pochodzące z Eurazji; zajęły one hektary naturalnej prerii amerykańskiej, wypierając gatunki rodzime. CALLAWAY i ASCHEHOUG (2000) donosili o zdecydowanie negatywnym wpływie *C. diffusa* na północno-amerykańskie trawy, w porównaniu z oddziaływaniem tej rośliny na gatunki euroazjatyckie. Związkiem o silnym działaniu allelopatycznym produkowanym przez *C. diffusa* jest 8-hydroksyquinolina, związek o działaniu grzybobójczym i antybakteryjnym (skuteczny także w stosunku do wielu patogenów roślinnych) (VIVIANCO i współaut. 2004). Okazało się, że stężenie 8-hydroksyquinoliny w glebach amerykańskich zasiedlanych przez *C. diffusa* było 3-krotnie wyższe niż w glebie pochodzącej z Euroazji. Sterylizacja gleby amerykańskiej zdecydowanie bardziej ograniczała wzrost *C. diffusa* niż sterylizacja gleby euroazjatyckiej, prowadziła do prawie 2-krotnego spadku zawartości allelopatyny w glebie euroazjatyckiej i tylko 40% spadku w glebie amerykańskiej (VIVIANCO i współaut. 2004). Rezultaty te sugerują, że mikroorganizmy zasiedlające gleby na terenie Euroazji mogą wykorzystywać 8-hydroksyquinolinę jako źródło węgla, przyczyniając się do zmniejszenia stężenia tego związku w środowisku i tym

samym ograniczenia allelopatycznego oddziaływania *C. diffusa* na sąsiadujące rośliny. RIDENOUR i CALLAWAY (2001) badali znaczenie oddziaływań allelopatycznych *C. maculosa* na rodzimy (amerykański) gatunek trawy *Festuca idahoensis*. Jest ona jedną z dominujących roślin na terenach położonych w północno-zachodniej części Stanów Zjednoczonych. Liczba stanowisk tego gatunku maleje sukcesywnie od początku XX w., kiedy na zajmowane przezeń tereny została wprowadzona *C. maculosa*. Już w 1963 r. Flecher i Renny (cyt. za RIDENOUR i CALLAWAY 2001) przypuszczali, że ekspansja *C. maculosa* może być związana z wysokim potencjałem allelopatycznym tej rośliny. Zauważyli oni, że rośliny tego gatunku tworzą skupiska, z których eliminowane są gatunki rodzime. Okazało się, że *C. maculosa* charakteryzuje się tym, że jej eksudanty korzeniowe zawierają duże ilości związków allelopatycznych. BAIS i współaut. (2002) udowodnili że, potencjał inwazyjny *C. maculosa* związany jest z syntezą (-)katechiny, substancji o charakterze silnej allelopatyny i (+)katechiny, posiadającej właściwości anty-mikrobiologiczne. (±)Katechina była wydzielana przez korzenie *C. maculosa* w ilości 83,2 $\mu\text{g ml}^{-1}$, przy czym infekcja patogenem grzybowym *Phytophthora cinnamomi* powodowała ponad 2-krotny wzrost wydzielania tego związku. (-)Katechina obecna w eksudantach korzeniowych hamowała kiełkowanie i wzrost różnych testowanych roślin, zarówno chwastów (*Linaria dalmatica*, *Verbascum thapsus*, *Kochia scoparia*, *C. diffusa*), jak też roślin uprawnych (*Triticum aestivum*, *Lycopersicon esculentum*). Czysta (-)Katechina, w stężeniach poniżej 60 $\mu\text{g ml}^{-1}$, hamowała wzrost siewek *Arabidopsis thaliana* (BAIS i współaut. 2002).

Ponieważ oddziaływania allelopatyczne są wielokierunkowe i dotyczą różnych poziomów organizacji biologicznej autorzy starali się udowodnić allelopatyczny wpływ *C. maculosa* na rodzime gatunki traw amerykańskich na poziomie molekularnym, biochemicznym, komórkowym, fizjologicznym i ekologicznym. (-)katechina jest wydzielana przez system korzeniowy *C. maculosa*, a jej stężenie w glebie w Europie, skąd pochodzi było dwa razy niższe niż w Ameryce, gdzie występuje jako roślina inwazyjna. BAIS i współaut. (2003) zbadali wpływ zawartej w glebie (-)katechiny na kiełkowanie i wzrost *Festuca idahoensis* i *Koeleria micrantha*, dwóch gatunków reprezentujących typowe, rodzime trawy północnej Ameryki. Okazało się, że

europejskie gatunki traw, będące odpowiednikami *F. idahoensis* i *K. micrantha*, były znacznie mniej wrażliwe na (-)-katechinę niż gatunki amerykańskie, których kiełkowanie i wzrost były bardzo istotnie hamowane w obecności *C. maculosa*. W badaniach biochemicznych i molekularnych oprócz *A. thaliana* użyto także *C. diffusa*, rośliny blisko spokrewnionej z *C. maculosa*, ale wrażliwej na (-)-katechinę. Obecność katechiny prowadziła do śmierci komórek wierzchołka wzrostu korzenia i dodatkowo powodowała wyrzut reaktywnych form tlenu (RFT) i wzrost Ca^{2+} w cytoplazmie, który następował po wyrzucie RFT, ale przed śmiercią komórek (BAIS i współaut. 2003).

Innym przykładem powiązań pomiędzy oddziaływaniami allelopatycznymi a rozprzestrzenianiem się roślin inwazyjnych jest *Artemisia*, pojawiająca się we wschodnich stanach Ameryki Północnej. *Artemisia* jest rośliną o wysokim potencjale allelopatycznym, z uwagi na syntezę w jej tkankach wielu związków allelopatycznych należących do terpenów (α -pinen, β -pinen, cyneol, kamfen, kamfora) (AKROUT i współaut. 2003, CHALCHAT i współaut. 2003, WESTON i DUKE 2003). Oddziaływanie związków allelopatycznych *Artemisia* może dotyczyć nie tylko samych roślin, ale także mikrobiologicznych właściwości gleby, na której występują (WESTON i DUKE 2003). Podobnie, zwycięską inwazję *Lythrum salicaria* w północno-wschodnich stanach Ameryki Północnej można tłumaczyć zjawiskiem allelopatii (INDERJIT i FOY 1999). GOSLEE i współaut. (2001), używając symulacyjnego modelu ECOTONE dla oceny wpływu allelopatii i warunków glebowych na inwazję *Acroptilon repens* na terenach północnoamerykańskiej prerii, wykazali, że potencjał allelopatyczny tej rośliny jest istotnym czynnikiem konkurencji z rodzimymi gatunkami traw.

PRATI i BOSSDORF (2002) badali wpływ *Alharia petiolata*, rośliny introdukowanej z Europy na teren Ameryki Północnej w połowie XIX w. W ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat zaobserwowano, że wypiera ona rodzime gatunki amerykańskie. Zbadano wpływ allelopatin *A. petiolata* na kiełkowanie i wzrost *Geum urbanum*, rośliny występującej razem z *A. petiolata* w naturalnych ekosystemach w Europie, oraz *Geum laciniatum*, rośliny amerykańskiej powszechnie występującej na terenach zajmowanych przez *A. petiolata*. Aby porównać wpływ „starego” i „nowego” konkurenta oraz oznaczyć rzeczywisty udział

oddziaływań allelopatycznych jako donora użyto roślin *A. petiolata* populacji europejskiej lub populacji amerykańskiej w obecności lub przy braku aktywnego węgla w podłożu. Dodanie aktywnego węgla zwiększało kiełkowanie nasion testowanych gatunków, co wskazuje na wydzielanie związków allelopatycznych przez korzenie *A. petiolata*. Jednocześnie w obecności aktywnego węgla obserwowano wzrost kiełkowania *G. laciniatum* niezależnie od pochodzenia roślin donorowych. Europejskie *G. urbanum* kiełkowało lepiej na podłożu zawierającym eksudanty amerykańskiej *A. petiolata*, a dodanie aktywnego węgla zwiększało kiełkowanie nasion tej rośliny tylko w przypadku *A. petiolata* populacji europejskiej. ROBERTS i ANDERSON (2001) zaobserwowali ponadto, że allelopatyny *A. petiolata* negatywnie wpływają na rozwój grzybów mikoryzowych w glebie z Ameryki Północnej. Wyniki te mogą sugerować zaangażowanie oddziaływań allelopatycznych w inwazję *A. petiolata* na obszarze Stanów Zjednoczonych. Podobnie MALLIK i PELLISSIER (2000) przeprowadzili eksperyment, w którym porównali efekt oddziaływania *Vaccinium myrtillus* na *Picea mariana* (gatunek amerykański) i *Picea abies* (gatunek europejski). *V. myrtillus* wywierała dużo większy wpływ na północnoamerykańską *P. mariana* niż na roślinę, z którą sąsiaduje od wieków.

Na terenie Polski w ostatnich latach obserwowano inwazję parzącego barszczu Sosnowskiego (*Heracleum sosnowskyi*). Jest to roślina pochodząca z Kaukazu, gdzie dorasta do 1–1,5 m. W naszym kraju osiąga ponad dwukrotnie większą wysokość. Ekspansywny rozwój barszczu Sosnowskiego jest prawdopodobnie wynikiem konkurencji tego gatunku z rodzimymi roślinami terenów Polski, ale nie można wykluczyć wpływu oddziaływań allelopatycznych, ponieważ produkuje on m.in. kumaryny, związki o silnym działaniu allelopatycznym. Niestety, w Polsce nie prowadzono dotychczas badań nad znaczeniem oddziaływań allelopatycznych w rozprzestrzenianiu się inwazyjnych gatunków obcych. Stworzono natomiast bazę danych – „Gatunki introdukowane w Polsce” – obejmującą obecnie 573 gatunki obce roślin, zwierząt i grzybów (www.zbw.pan.krakow.pl/ias). Informację popularnonaukową dotyczącą „ataku” roślin (i zwierząt) inwazyjnych na teryny Polski znajdzie zainteresowany Czytelnik w National Geographic Polska (MIKOŁUSZKO 2005).

Wyniki badań dotyczących wpływu związków allelopatycznych na wzrost inwazyjności niektórych roślin w ekosystemach, rzucają światło na ważną ekologiczną rolę oddziaływań allelopatycznych. Słaby efekt allelopatyczny wywierany przez roślinę inwazyjną na jej naturalnych sąsiadów, w porównaniu z silnym wpływem tych samych związków allelopatycznych na rośliny rodzime występujące na nowo zajętych terenach, sugerują, że roślina w toku ewolucji może nabyć tolerancję na niektóre ze związków chemicznych produkowanych przez jej sąsiadów. Blisko spokrewnione gatunki mogą różnić się wrażliwością na tę samą allelopatinę, jeśli pochodzą z innych kontynentów, zaś gatunki słabo spokrewnione mogą się charakteryzować podobną wrażliwością, jeśli pochodzą z tego samego regionu globu. CALLAWAY i RIDENOUR (2004) sugerują że tego typu adaptacje zachodzą w stosunkowo krótkim czasie i w związku z tym można się spodziewać raptownej ewolucji populacji roślinnych poddanych presji roślin inwazyjnych. Jednocześnie należy podkreślić fakt, że prawdopodobnie ewolucja roślin inwazyjnych nie prowadziła do wzrostu produk-

cji allelopatin w celu zwiększenia konkurencyjności.

Jak sugeruje FITTER (2003), możliwe jest, że gatunki, które od wieków zasiedlają te same ekosystemy, będąc swoimi stałymi sąsiadami, podlegają koewolucji pozwalającej im na wzajemne tolerowanie wydzielanych związków chemicznych. W takiej sytuacji tylko roślina inwazyjna podlegałaby negatywnym wpływom allelopatii. Z tego punktu widzenia allelopatia prowadziłaby do stabilizacji gatunkowej ekosystemu. Z drugiej jednak strony, w sytuacji gdy roślina inwazyjna syntetyzuje związki o bardzo silnym charakterze allelopatycznym, na które wrażliwe okazują się być gatunki roślin rodzimych, może dojść do zakłócenia ustalonego uprzednio w ekosystemie porządku, co będzie prowadziło do zwycięskiej inwazji.

Oczywiście nie można w tym miejscu pominąć faktu, że w literaturze dostępnych jest wiele przykładów, które nie potwierdzają wiodącej roli oddziaływań allelopatycznych jako mechanizmu decydującego o sukcesie roślin inwazyjnych, co jednak nie przekreśla znaczenia allelopatii dla omawianego zjawiska.

PODSUMOWANIE

Sukces inwazyjnych gatunków obcego pochodzenia nad gatunkami rodzimymi jest związany z posiadaniem przez nie „nowej broni”: zdolności do syntezy i wydzielania związków biochemicznych, na które wrażliwe są rośliny populacji podlegających inwazji. Hipoteza „nowej broni” potwierdza koewolucję roślin pochodzących z różnych obszarów globu. CALLAWAY i RIDENOUR (2004) wysunęli nawet nową hipotezę „AARS” (ang. allelopathic advantage against resident species) tłumaczącą zjawisko inwazji, na podstawie wyników badań nad rolą związków allelopatycznych w zasiedlaniu ekosystemów przez rośliny inwazyjne.

Równolegle z badaniami prowadzącymi do zrozumienia mechanizmów decydujących o tym, że niektóre z gatunków obcych stają się gatunkami inwazyjnymi, powinno się zwrócić uwagę na konieczność ograniczania tego zjawiska. Najnowszy raport na temat najgroźniejszych gatunków inwazyjnych na Ziemi ostrzega, że gatunki inwazyjne występujące poza swoim naturalnym zasięgiem są drugim po niszczeniu naturalnych środowisk zagrożeniem dla światowej bioróżnorodności.

ALLELOPATHIC INTERACTION – A “NOVEL WEAPON” OF ALIEN INVASIVE PLANT SPECIES.

Summary

Allelopathy may be considered as a force that structures plant communities, and may be an important factor of alien species invasion. Invasive species are the organisms that have been introduced into the area where they did not originate or evolve. Additionally such introduction does cause economic

and environmental harm or harm to human health. Many of the invaders are not as successful at the native habitat as in invaded recipient communities. Their invasion leads to establishing monocultures, resulting in the loss of biodiversity in ecosystems. The paper describes the “novel weapon” hypothesis

explaining the invasive success. Allelopathy is suggested to be the mechanism of competition between the alien and native plant species. The allelochemicals released by the invaders are relatively ineffective against their natural neighbors due to adaptation, but they may be highly inhibitory to the newly

encountered plants in the invaded communities. The success of alien species invasion is described as the allelopathic effect e.g. of European knapweeds (*Centaurea maculosa*, *C. diffusa* and *Acroptilon repens*) or *Alliaria petiolata* on native American grass species.

LITERATURA

- AKROUT A. A., CHEMLI R., SIMMONDS M., KITE G., HAMMAMI M., CHREIF I., 2003. *Seasonal variation of the essential oil of Artemisia campestris L.* J. Essent. Oil Res. 15, 333–336.
- BAIS H. P., VEPECHEDU R., GILROY S., CALLAWAY R. M., VIVIANCO J. M., 2003. *Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions.* Science 301, 1377–1380.
- BAIS H. P., WALKER T. S., STERMITZ F. R., HUFBAUER R. A., VIVIANCO J. M., 2002. *Enantiomeric-dependent phytotoxic and antimicrobial activity of (±)-catechin. A rhizosecreted racemic mixture from spotted knapweed.* Plant Physiol. 128, 1173–1179.
- CALLAWAY R. M., ASCHEHOUG E. T., 2000. *Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion.* Science 290, 521–523.
- CALLAWAY R. M., RIDENOUR W. M., 2004. *Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability.* Front Ecol. Environ. 2, 436–443.
- CHALCHAT J.-C., CABASSU P., PEDROVIC S. D., MAKSIMOVIC Z. A., GORUNOVIC M. S., 2003. *Composition of essential oil of Artemisia campestris L. from Serbia.* J. Essent. Oil Res. 15, 251–253.
- FITTER A., 2003. *Making allelopathy respectable.* Science 301, 1337–1338.
- GOSLEE S. C., PETERS D. P. C., BECK K. G., 2001. *Modeling invasive weeds in grasslands: the role of allelopathy in Acroptilon repens invasion.* Ecol. Model. 139, 31–45.
- GNIAZDOWSKA A., ORACZ K., BOGATEK R., 2004. *Allelopatia – nowe interpretacje oddziaływań pomiędzy roślinami.* Kosmos 53, 207–218.
- HARRINGTON R. A., KUJAWSKI R., RYAN H. D. P., 2003. *Invasive plants and the green industry.* J. Arboriculture 29, 42–48.
- HIERRO J. L., CALLAWAY R. M., 2003. *Allelopathy and exotic plant invasion.* Plant Soil 256, 29–39.
- HIERRO J. L., MARON J. L., CALLAWAY R. M., 2005. *A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range.* J. Ecol. 93, 5–15.
- INDERJIT, BHOWMIK P. C., 2002. *Allelochemicals phytotoxicity in explaining weed invasiveness and their function as herbicide analogues.* [W:] *Chemical ecology of plants: Allelopathy in aquatic and terrestrial ecosystems.* INDERJIT i MALLIK A. U. (red.). Birkhäuser Verlag, Basel-Boston-Berlin, 187–197.
- INDERJIT, CALLAWAY R. M., 2003. *Experimental designs for the study of allelopathy.* Plant Soil. 256, 1–11.
- INDERJIT, FOY C. L., 1999. *Nature of the interference potential of mugwort (Artemisia vulgaris).* Weed Technol. 13, 176–182.
- MACK R. N., SIMBERLOFF D., LONGSDALE W. M., EVANS H., CLOUT M., BAZZAZ F. A., 2000. *Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control.* Ecological Society of America, Issues in Ecology No 5, Spring, 1–22.
- MALLIK A. U., PELLISSIER F., 2000. *Effects of Vaccinium myrtillus on spruce regeneration: testing the notion of coevolutionary significance of allelopathy.* J. Chem. Ecol. 26, 2197–2209.
- MCGRATH S., 2005. *Globalny atak obcych.* National Geographic Polska 3, 82–101.
- MIKOŁUSZKO W., 2005. *Triumfalny pochod obcych.* National Geographic Polska 3, 102–105.
- OLESZEK W., GŁOWNIAK K., LESZCZYŃSKI B., 2001. *Biochemiczne oddziaływania środowiskowe.* Akademia Medyczna, Lublin.
- PRATI D., BOSSDORF O., 2004. *Allelopathic inhibition of germination by Alliaria petiolata (Brassicaceae).* Am. J. Bot. 91, 285–288.
- RIDENOUR W. M., CALLAWAY R. M., 2001. *The relative importance of allelopathy in interference: the effect of an invasive weed on native bunchgrass.* Oecologia 126, 444–450.
- ROBERTS K. J., ANDERSON R. C., 2001. *Effect of garlic mustard [Alliaria petiolata (Beib. Cavara & Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi.* Am. Midl. Nat. 146, 146–152.
- SAKAI A. K., ALLENDORF F. W., HOLT J. S., LODGE D. M., MOLOFSKY J., WITH K. A., BAUGHMAN S., CABIN R. J., COHEN J. E., ELLSTRAND N. C., MCCAULEY D. E., O'NEIL P., PARKER I. M., THOMPSON J. N., WELLER S. G., 2001. *The population biology of invasive species.* Annu. Rev. Ecol. Syst. 32, 305–332.
- SHARMA G. P., SINGH J. S., RAGHUBANSHI A. S., 2005. *Plant invasions: emerging trends and future implications.* Curr. Sci. 88, 726–734.
- TOKARSKA-GUZIŁ B., 2002. *„Zielone Widmo” i „Natretny Mongol”- czyli o przybyszach i przybłędach we florze.* [W:] *Problemy środowiska i jego ochrony.* Centrum studiów nad człowiekiem i środowiskiem. NAKONIECZNY M., MIGULA P. (red.), Uniwersytet Śląski, Katowice, 101–127.
- VAUGHN S. F., BERHOW M. A., 1999. *Allelochemicals isolated from tissues of the invasive weed garlic mustard (Allaria petiolata).* J. Chem Ecol. 25, 2495–2504.
- VIVIANCO J. M., BAIS H. P., STERMITZ F. R., THELEN G. C., CALLAWAY R. M., 2004. *Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion.* Ecol. Lett. 7, 285–292.
- WESTON L. A., DUKE S. O., 2003. *Weed and crop allelopathy.* Crit. Rev. Plant Sci. 22, 367–389.
- WILLIAMSON M., FITTER A., 1996. *The varying success of invaders.* Ecology 77, 1661–1666.
- www.issg.org/database – lista 100 najgroźniejszych gatunków inwazyjnych na świecie.
- www.gisp.org/about/IAS.asp – strona Global Invasive Species Programme.
- www.zbw.pan.krakow.pl/ias – lista gatunków introdukowanych w Polsce.