



Review of plant allelopathic mechanisms in agricultural systems

Hamzeh Amiri^{1*}, Hossein Mohammadi Mohtasham²

¹Department of Biology, Lorestan University, Lorestan, Iran, Email: amiri_h_lu@yahoo.com

²Department of Biology, Lorestan University, Lorestan, Iran, Email: mohtashm67@gmail.com

Article type:	Abstract
Research article	Balancing agricultural productivity with environmental sustainability presents one of the major challenges facing agriculture worldwide. The rise of herbicide-resistant weeds is causing significant economic harm, underscoring the necessity for effective weed control strategies in modern agriculture. Utilizing the allelopathic properties of certain plants can play a crucial role in weed management. These allelopathic plants produce and release metabolites into their surroundings, which negatively affect the germination and growth of neighboring weeds, thereby limiting their growth and density. Therefore, using these plants or their residues can reduce chemical herbicide usage. This natural, environmentally friendly approach, known as allelopathy, can serve as a valuable tool for weed control. Spraying fields with extracts containing allelopathic compounds can significantly decrease the use of synthetic herbicides. Allelopathy is a complex phenomenon that occurs continuously in both natural and human-made ecosystems, where one organism produces biochemicals that influence the growth, survival, development, and reproduction of other organisms. This review article provides insights obtained from searches in scientific databases such as Google Scholar, PubMed, Scopus, Web of Science, and SID. It introduces the concept of allelopathy, examines allelochemicals and their modes of action, and highlights the importance of using this biological phenomenon to promote sustainable agriculture.
Article history	
Received: 24.03.2024	
Revised: 11.08.2024	
Accepted: 17.08.2024	
Published:21.12.2024	
Keywords	
Allelochemicals	
Food production	
Phenolic	
compounds	
Modern agriculture	
Weed	
Cite this article as: Amiri, H., Mohammadi Mohtasham, H. (2025). Review of allelopathic mechanisms of plants in agricultural systems. <i>Journal of Plant Environmental Physiology</i> , 19(4): 145-169.	



©The author(s)

Publisher: Islamic Azad University, Gorgan branch

Doi: <https://doi.org/10.71890/iper.2024.1105723>

بررسی مکانیسم‌های آللوپاتیک گیاهی در سیستم‌های کشاورزی

حمزه امیری^{۱*}، حسین محمدی محتشم^۲

^۱گروه زیست شناسی دانشگاه لرستان، لرستان، ایران، رایانامه: amiri_h_lu@yahoo.com

^۲گروه زیست شناسی دانشگاه لرستان، لرستان، ایران، رایانامه: mohtashm67@gmail.com

چکیده

نوع مقاله: مقاله پژوهشی

متعادل کردن بهره‌وری محصولات کشاورزی با پایداری محیط‌زیست یکی از چالش‌های اصلی کشاورزی در سراسر جهان است. ظهور علف‌های هرز مقاوم به علف‌کش‌های مصنوعی خسارات اقتصادی زیادی ایجاد می‌کند، بنابراین استراتژی‌های کنترل علف‌های هرز در کشاورزی مدرن بسیار مورد نیاز است. استفاده از ویژگی آللوپاتی گیاهان آللوپات می‌تواند نقش مهمی در مدیریت و کنترل علف‌های هرز ایفا کند. این گیاهان از طریق تولید و ترشح متابولیت‌هایی که به محیط اطراف خود آزاد می‌کنند تأثیر منفی بر جوانه‌زنی و رشد علف‌های هرز مجاور گذاشته و از این طریق رشد و تراکم آن‌ها را محدود می‌کنند. لذا استفاده از این نوع گیاهان و یا بقایای آن‌ها می‌تواند موجب کاهش مصرف علف‌کش‌ها شیمیایی شود. گنجاندن یک رویکرد طبیعی دوستدار محیط زیست یا همان آللوپاتی به عنوان ابزاری در جهت کنترل علف‌های هرز یا سم‌پاشی مزارع با عصاره‌های حاوی ترکیبات آللوپاتیک می‌تواند به طور قابل توجهی استفاده از علف‌کش‌های شیمیایی را کاهش دهد. آللوپاتی به عنوان یک پدیده چندبعدی در نظر گرفته می‌شود که به طور مداوم در اکوسیستم‌های طبیعی و انسانی رخ می‌دهد و به وسیله آن یک ارگانیسم مواد بیوشیمیایی تولید می‌کند که بر رشد، بقا، توسعه و تولیدمثل موجودات دیگر تأثیر می‌گذارد. مقاله حاضر یک مقاله مروری است که اطلاعات آن با جستجو در پایگاه علمی از قبیل Web, Scopus, PubMed, Google scholar و of science و SID به دست آمده است. این مقاله با معرفی آللوپاتی و بررسی ترکیبات آللوپاتیک و مکانیسم اثر آن‌ها اهمیت استفاده از این پدیده زیستی در کشاورزی پایدار را نشان می‌دهد.

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۱/۰۵

تاریخ بازنگری: ۱۴۰۳/۰۵/۲۱

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۵/۲۷

تاریخ چاپ: ۱۴۰۳/۱۰/۰۱

واژه‌های کلیدی:

آلوشیمیایی

ترکیبات فنلی

تولید غذا

علف هرز

کشاورزی مدرن

استناد: امیری، حمزه؛ محمدی محتشم، حسین. (۱۴۰۳). بررسی مکانیسم‌های آللوپاتیک گیاهی در سیستم‌های کشاورزی. فیزیولوژی محیطی گیاهی، ۱۹ (۴): ۱۶۹-۱۴۵.

Doi: <https://doi.org/10.71890/iper.2024.1105723>

ناشر: دانشگاه آزاد اسلامی، واحد گرگان

© نویسندگان.



مقدمه

یکی از مهم‌ترین عناصر برای حفظ زندگی و ارتقای سلامت، اطمینان از دسترسی کافی به غذای سالم و مغذی است. تخمین زده می‌شود که بخش فناوری کشاورزی ممکن است در سال‌های آتی در تأمین غذا برای جمعیت انسانی که به سرعت در حال رشد هستند، با مشکلات زیادی مواجه شود. انتظار می‌رود جمعیت جهان در ۳۰ سال آینده ۲ میلیارد نفر افزایش یابد و از ۷,۷ میلیارد نفر در حال حاضر به ۹,۸ میلیارد نفر در سال ۲۰۵۰ برسد (Hernandez-Tenorio et al., 2022). از میان ۱۷ هدف توسعه پایدار سازمان ملل متحد، هدف دوم بر کشاورزی و تأمین غذای تمام جوامع انسانی متمرکز است (OECD/FAO., 2022). کشاورزی پایدار را می‌توان به عنوان ابزاری جهت تأمین نیازهای غذایی جمعیت رو به رشد جهان با حداکثر بهره‌وری و حداقل تأثیر مخرب بر محیط زیست و انسان تعریف کرد (Lykogianni et al., 2021). محدودیت‌های زیستی و غیر زیستی متعددی می‌توانند در نهاده‌ها شدن کشاورزی پایدار اثر گذار باشند (Sunjka and Mechora., 2022).

در میان محدودیت‌های اصلی زیستی، علف‌های هرز مضرترین آن‌ها برای تولید در بخش کشاورزی در نظر گرفته می‌شوند. حضور علف‌های هرز باعث کاهش تولید مواد غذایی و محصولات در سراسر جهان می‌شود. نشان دادن کاهش عملکرد ناشی از گونه خاصی از علف هرز بسیار دشوار است؛ بنابراین معمولاً اثرات تجمعی کاهش عملکرد توسط همه گونه‌های علف هرز برآورد می‌شود. در سطح جهانی، در مقایسه با سایر عوامل زیستی، علف‌های هرز با کاهش ۳۴ درصدی بیشترین تلفات بالقوه را دارا هستند که در مقایسه با آفات و عوامل بیماری‌زا به ترتیب با تلفات ۱۸ و ۱۶ درصدی از اهمیت بالاتری

برخوردار هستند (Glqb et al., 2017). مدیریت علف‌های هرز یک رویکرد جامع بلندمدت برای کنترل و کاهش خسارت است که زمینه‌هایی آن شامل تکنیک‌های فیزیکی، ژنتیکی، بیولوژیکی، فرهنگی و شیمیایی مدیریت علف‌های هرز است (Jabran et al., 2015). کشاورزان معمولاً به علف‌کش‌های مصنوعی سریع‌العمل و قوی تکیه می‌کنند، اما استفاده بیش از حد از علف‌کش‌های شیمیایی به طور قابل توجهی باعث تخریب خاک، آلودگی محیط‌زیست و اثرات نامطلوب بر موجودات غیر هدف و اثرات مخرب بر سلامت انسان می‌شود (Lykogianni et al., 2021).

پیامدهای استفاده نامناسب از علف‌کش‌ها باعث تجمع ترکیبات فعال در خاک و به طبع آن گسترش گونه‌های علف هرز حاصل از تکامل بیوتیپ‌های مقاوم می‌شود (Motmainna et al., 2021). همچنین استفاده طولانی مدت از علف‌کش‌ها در یک مکان ثابت در گیاهان منجر به تکامل علف‌های هرز مقاوم به علف‌کش‌ها می‌شود (Soltys et al., 2013). کنترل شیمیایی کامل علف‌های هرز با استفاده از ترکیبات شیمیایی در کشاورزی فعلی غیرممکن است، بنابراین لازم است کلاس‌های جدیدی از علف‌کش‌ها با مکانیسم‌های جدید عمل و مکان‌های هدف متفاوت توسعه یابد (Möhrling and Finger., 2022). از طرفی جوانه زنی و رشد و نمو دانه رسته‌ها، مراحل مهمی از زندگی گیاه کامل و همچنین حساس‌ترین مراحل زندگی گیاه نسبت به تغییرات محیط پیرامون است که در رشد و پراکنش گیاهان بسیار اثرگذار بوده و توسط آللو شیمیایی‌ها متأثر می‌شود (Doosti et al., 2008).

نیاز به تولید غذای سالم و روندهای سازگار با محیط‌زیست در مدیریت علف‌های هرز، دانشمندان را مجبور به توسعه راه‌حل‌های نوآورانه کرده است. امروزه نیاز روزافزونی به علف‌کش‌های جدید با مشخصات سم‌شناسی و زیست‌محیطی ایمن‌تر وجود

دارد. ترکیبات طبیعی طیف وسیعی از علف‌کش‌های بالقوه جدید و ایمن برای محیط‌زیست را فراهم می‌کنند که اصطلاحاً علف‌کش‌های زیستی، گفته می‌شوند (Soltys et al., 2013). علف‌کش‌های زیستی به طیف وسیعی از محصولاتی که از موجودات زنده یا متابولیت‌های ثانویه آن‌ها به دست می‌آیند و برای سرکوب جمعیت علف‌های هرز هدف بدون آسیب رساندن به محیط گفته می‌شوند (Scavo and Mauromicale., 2021).

اخیراً، در میان رویکردهای پیشنهادی، تحقیقات در مورد آللوپاتی در مدیریت علف‌های هرز برای اکوسیستم‌های کشاورزی به طور فزاینده‌ای رایج شده است (Hoang Anh et al., 2021). آللوپاتی، از طریق طیف گسترده‌ای از مزایای آن، ممکن است به یک راه حل امیدوارکننده برای مشکلات آلودگی زیست‌محیطی و ایجاد مقاومت به علف‌کش تبدیل شود (Jabran et al., 2015). آللوپاتی که از زمان‌های قدیم شناخته شده است، یک پدیده طبیعی است که در آن موجودات مختلف با انتشار متابولیت‌های ثانویه بر عملکرد سایر موجودات در مجاورت خود تأثیر منفی یا مثبت می‌گذارند. خواص فیتوتوکسیک مواد آلوشیمیایی یا متابولیت‌های فعال بیولوژیکی که توسط گیاهان عالی، قارچ‌ها یا میکروارگانیسم‌ها تراوش می‌شود، به عنوان یکی از راه‌حل‌های عملی برای کنترل علف‌های هرز به شمار می‌رود (Bajwa., 2014).

ترکیبات آللوپاتیک جایگزین‌های مناسبی برای علف‌کش‌های مصنوعی هستند زیرا اثرات سمی یا باقیمانده‌ای در محیط ندارند، با این حال، تاکنون تنها ۳ درصد از حدود ۴۰۰۰۰۰ ترکیب شناخته شده در گیاهانی که فعالیت آللوپاتیک را نشان می‌دهند، به عنوان علف‌کش‌های زیستی شناخته شده‌اند، اگرچه

بیش از ۲۰۰۰ مورد گونه‌های گیاهی (۳۹ خانواده) دارای اثرات آللوپاتیک قوی هستند (Li et al., 2019). گیاهان زراعی و علف‌های هرز آللوپات متعلق به تیره‌های گیاهی مختلف می‌باشند، اما از این بین بین خانواده‌های Liliaceae, Cruciferae, Compositae, Oleaceae, Rutaceae, Juglandaceae و Gramineae در گیاهان زراعی، و خانواده‌های، Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Portulacaceae, Gramineae, و Convolvulaceae در بین علف‌های هرز بیشترین تعداد گیاه - ان دگرآس - یب را به - خ - ود اختصاص داده‌اند و در مطالعات مربوط به بررسی اثرات بازدارندگی گیاهان آللوپاتیک بر جوانه زنی و رشد گیاهان هدف، مورد توجه بوده‌اند. همچنین لازم به ذکر است که گیاهان زراعی و علف‌های هرز خانواده Gramineae بیشترین سهم را در مقالات مربوط به - خ - ه آللوپات - ی - به - خ - ود اختصاص - اص داده‌اند (Jabran et al., 2015).

برای سیستم‌های کنترل اکولوژیکی پایدار و یکپارچه علف‌های هرز، استقرار گیاهان پوششی آللوپاتیک، کشت مخلوط، گنجاندن گیاهان آللوپاتیک در تناوب زراعی و استفاده از بقایای آن‌ها به عنوان مالچ می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد. گیاهان آللوپاتیک می‌توانند منبعی برای شناسایی و جداسازی مواد آللوپاتیک جدید باشند. پس از بررسی فعالیت زیستی این ترکیبات در شرایط آزمایشگاهی و مزرعه، می‌توان آن‌ها را برای توسعه علف‌کش‌های طبیعی جدید در راستای کشاورزی پایدار توصیه کرد (Motmainna et al., 2021). علی‌رغم مزایای فراوان، آلوشیمیایی‌ها محدودیت‌هایی برای استفاده مستقیم از آن‌ها به عنوان علف‌کش‌ها وجود دارد. در

سال‌های اخیر محققین نشان داده‌اند که استفاده از امواج مغناطیسی نیز می‌تواند جوانه زنی گیاهان مختلف را تحت تاثیر قرار دهد بنابراین در آینده کاربرد این امواج شاید بتواند به عنوان جایگزین ترکیبات آللوشیمیایی افق‌های تازه‌ای را پیش روی دانشمندان قرار دهد (Abdollahi et al., 2019).

تاریخچه آللوپاتی: پدیده آللوپاتی، در مفهوم تداخل شیمیایی یک‌گونه گیاهی با جوانه‌زنی، رشد و تکوین سایر گونه‌های گیاهی بیش از ۲۰۰۰ سال است که شناخته شده است. اولین گزارش از این پدیده مربوط به گیاهان زراعی از جمله نخود (*Cicer arietinu*) و جو (*Hordeum vulgar*) است که رشد علف‌های هرز و گیاهان زراعی دیگر را به غیر از خود را مهار می‌کنند. در حدود ۳۰۰ سال قبل از میلاد، تئوفراست پدر علم گیاه‌شناسی که شاگرد ارسطو بود، اولین شخصی بود که اثرات آللوپاتی گیاهان را کشف کرد. او مشاهده کرد که بقایای نخود (*Chickpea*) در خاک باعث از بین رفتن علف‌های هرز می‌شود. واژه آللوپاتی برای اولین بار توسط یک محقق آلمانی به نام مولیش^۱ در سال ۱۹۳۷ معرفی شد. و مشتق شده از کلمه یونانی آللون^۲ به مفهوم دیگری و پاتوز^۳ در مفهوم آسیب و به معنی اثرات مضر یک گیاه بر گیاهی دیگر است. اگرچه در گذشته به هرگونه تاثیر زیان آور یا مفید یک گیاه بر رشد و نمو گیاه دیگر در اثر پراکنش مواد شیمیایی آللوپاتی گفته می‌شد، اما امروزه به اثرات سوء بیوشیمیایی گیاهان روی یکدیگر آللوپاتی می‌گویند (Sakhaee et al., 2010). برخی این واژه را در سطح وسیع‌تری استفاده می‌کنند به عنوان مثال حشره‌شناس‌ها، اثرات ترکیبات برهم‌کنش‌کننده بین حشرات و گیاه را نیز جزء اثرات آللوپاتی معرفی

می‌کنند. اغلب گیاهان برای رقابت از ترکیبات آللوشیمیایی استفاده کرده و مانع جوانه‌زنی و رشد سایر گیاهان می‌شوند. بعضی از دانشمندان معتقد بودند که تداخلات بین گیاهان شامل دو جزء رقابت (کسب منابع) و آللوپاتی (آزادشدن مواد شیمیایی سمی از گیاه به محیط) است. ترکیبات شیمیایی پدیدآورنده اثرات آللوپاتی را آللو شیمیایی یا آللو شیمی می‌گویند. برخی از گیاهان دارای خاصیت آللوپاتی از این پدیده برای حفظ حریم خود استفاده می‌کنند. آن‌ها می‌توانند بر میزان کربوهیدرات، پروتین، کلروفیل و ... گیاه مجاور تاثیر بگذارند (Jabran et al., 2015).

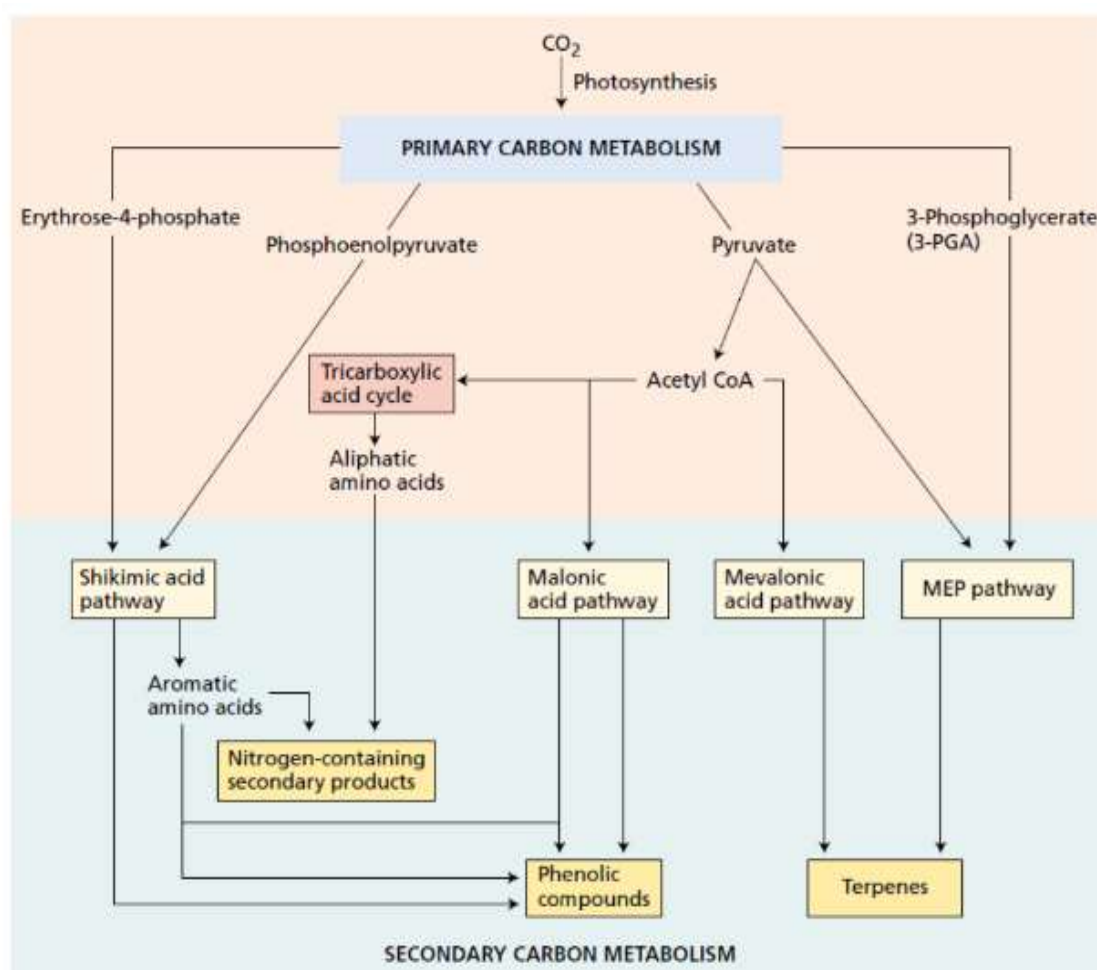
آلوپاتی ممکن است یک برتری رقابتی را برای گیاهی فراهم کند که آللو شیمیایی‌های مهارکننده جذب آب و املاح غذایی را به محیط آزاد می‌کند و به واسطه آن‌ها سیستم حیاتی گیاه دیگر را مختل می‌نماید. در سال ۱۹۹۶ انجمن بین‌المللی آللوپاتی^۴، آللوپاتی را چنین تعریف کرد: «فرایندهایی شامل تولید و آزادسازی متابولیت‌های ثانویه توسط گیاهان، میکروارگانیسم‌ها، ویروس‌ها و قارچ‌ها که رشد و تکوین سیستم‌های کشاورزی و بیولوژیکی (به‌غیر از جانوری) را تحت‌تاثیر قرار می‌دهند. این اثرات ممکن است مثبت یا منفی باشند»؛ بنابراین آللوپاتی نقش عمده‌ای در تنوع گیاهی، چیرگی، توالی و کلیه‌اکس رویش طبیعی و همچنین نقش مهمی در عملکرد محصولات کشاورزی در اکوسیستم‌های کشاورزی دارد. همه گیاهان دارای این خاصیت آللوپاتی نیستند. ترکیبات آللوپاتیک ممکن است در هر بخش گیاه (برگ‌ها، ریشه، میوه، بذرها و سایر بخش‌ها و اندام‌های گیاه) موجود باشند، و در شرایط نیاز و مناسب به میزان کافی به محیط مجاور که عموماً از

¹ Molish² allelon³ pathos⁴ International Allelopathy Society(IAS)

ترپنوئیدها و استروئیدها که غالباً در پاسخ به تنش‌ها مانند آلودگی‌های میکروبی، آسیب‌های فیزیکی، گرما، سرما، فشار اسمزی و همچنین حمله آفات و حشرات تولید و سنتز می‌شوند. یکی از مهمترین ویژگی‌ها و کاربردهای آلوشیمیایی‌ها، اثرات آللوپاتیک آن‌ها و نقش این ترکیبات در کنترل علف‌های هرز است. این ترکیبات شامل سه گروه عمده ترکیبات ثانویه نیتروژن دار، فنل‌ها و فلاونوئیدها و ترپن‌ها و ترپنوئیدها هستند (شکل ۱)

طریق ریشه است منتشر شوند (Lambers et al., 1998).

آلوشیمیایی به عنوان متابولیت‌های ثانویه گیاهی:
متابولیت‌ها یا فرآورده‌های ثانویه گیاهی (Secondary metabolite) به ترکیبات آلی گفته می‌شود که توسط گیاه تولید شده، اما برای گیاه (رشد و نمو) مورد استفاده قرار نمی‌گیرد. این دسته از ترکیبات دارای وزن مولکولی کم بوده و توسط سلول‌های خاصی سنتز می‌شود مانند؛ فنولیک‌ها، آلکالوئیدها، فلاونوئیدها،



شکل ۱: گروه‌های اصلی متابولیت‌های ثانویه و مسیرهای بیوسنتزی آن‌ها

محصولات طبیعی ذکر شده است (Parthasarathy et al., 2021). آلکالوئیدها عمدتاً مشتقات آمینو اسیدی هستند اما می‌توانند از طریق ترپنوئیدها و یا از مسیرهای پلی کتیدی تشکیل شوند (Macías et

ترکیبات حاوی نیتروژن: آلکالوئیدها ترکیبات هتروسیکلیک مشتق شده از گیاه و از بزرگ‌ترین گروه‌های متابولیت‌های ثانویه می‌باشند که در حال حاضر بیش از ۲۷۰۰۰ مورد از آن‌ها در فرهنگ لغت

اثرات باز نازنده ترکیباتی مانند مورفین، بربرین، ارگوتامین، آلبل ایزوتیوسیانات، کینین و کلشی سین جوانه زنی و یا رشد گیاهچه‌های همسایه تایید شده است. در برخی از آز مایش ها، اسکوپولامین و هیوسیامین از خاکی که تاتوره در حال رشد بود جدا شد و اثر مهاری آن بر روی دانه رست‌های آفتابگردان نشان داده شده است (Haig et al., 2008).

بررسی اثر آلو پاتیک عصاره آلکالوئیدی (*Crotalaria retusa*) در برابر (*Phaseolus vulgaris*) نشان داد که تنش اکسیداتیو منجر به افزایش غلظت‌های آلو شیمیایی‌ها عصاره آلکالوئیدی و اثرات بازدارنده بر جوانه زنی دانه لوبیا شد (Bachheti et al., 2020). ساختارهای شیمیایی ترکیبات انتخاب شده با پتانسیل آللوپاتیک در (شکل ۲) ارائه شده است.

بنزوکسازینوئیدها که پتانسیل آللو پاتیک قابل توجهی را نشان می‌دهند، گروه دیگری از ترکیبات هستند که در بزرگ‌ترین گونه‌های زراعی جهان مانند چاودار، گندم، ذرت و برنج به وفور یافت می‌شوند (Hussain et al., 2022). اثر آللو پاتیک و سمیت گیاهی بنزوکسازینوئیدها و اسیدهای هیدروکسامیک مختلف، از جمله بنزوکسازولین-۲(۳H)-۲ وان^۱، بنزوکسازینون‌ها^۲، ۴، ۲-دی هیدروکسی-۷-متوکسی- (۲H)-۴، ۱- بنزوکسازین-۳(۴H)-۳ وان^۳، ۲- هیدروکسی-۷-متوکسی-۱، ۴-بنزوکسازین-۳(۴H)-۳ وان^۴، ۲-هیدروکسی-۱، ۴-بنزوکسازین-۳(۴H)-۳ وان^۵، ۲-متوکسی-۱، ۴-بنزوکسازولین-۲-۳ وان^۶ و ۲، ۴-دی هیدروکسی-۱، ۴-بنزوکسازین-۳(۴H)-۳ وان^۷،

al., 2019). آلکالوئیدها را می‌توان بر اساس منشأ بیوسنتزی خود به چندین گروه متمایز از قبیل آلکالوئیدهای ایندول مشتق شده از تریپتوفان، آلکالوئیدهای پیرولیزیدین از اورنیتین یا آرژنین، و آلکالوئیدهای کینولیزیدین از لیزین تقسیم می‌شوند (Latif et al., 2017). آن‌ها در سیتوپلاسم، وریکول‌ها یا کلروپلاست‌ها سنتز می‌شوند اما به دلیل توانایی‌های انحلال در آب می‌توانند در واکوئل‌ها نیز ذخیره شوند (Macías et al., 2019). کافئین به عنوان یک پورین آلکالوئید باعث ایجاد سمیت خودکار در مزارع قهوه و چای می‌شود، در حالی که گرامین و نیکوتین بر جوانه زنی بذر و رشد ساقه تأثیر می‌گذارند (Bachheti et al., 2020).

فعالیت این ترکیبات در غلظت‌های نسبتاً بالا (< ۱٪) در مقایسه با ترکیبات فنلی که در غلظت‌های ۱۰-۲۰۰ ppm سمی هستند، رخ می‌دهد (Yoneyama and Natsume., 2010). آلکالوئیدها به وسیله تداخل با DNA، ایجاد تغییراتی در فعالیت آنزیم، متابولیسم پروتئین، و یکپارچگی غشای سیتوپلاسمی، باعث مهار رشد گیاه می‌شوند. این موضوع با مطالعاتی که در آن آلکالوئیدهای کینولیزیدین تولید شده توسط حبوبات، مانند لوبانین و اسپارتین، منجر به اختلال در نفوذپذیری غشاء و مهار سنتز پروتئین می‌شوند تأیید شده است. آلکالوئیدهای گیاهی به طور گسترده در چهار خانواده گیاهی از جمله آستراسه، آپوسیناسه^۱، بروجیناسه^۲ و فاباسه^۳ شایع هستند (Latif et al., 2017).

¹ Apocynaceae

² Boraginaceae

³ Fabaceae

⁴ Benzoxazolin-2(3H)-one(BOA)

⁵ Benzoxazinones

⁶ 2,4-dihydroxy-7-methoxy-(2H)-1,4-benzoxazin-3(4H)-one (DIMBOA)

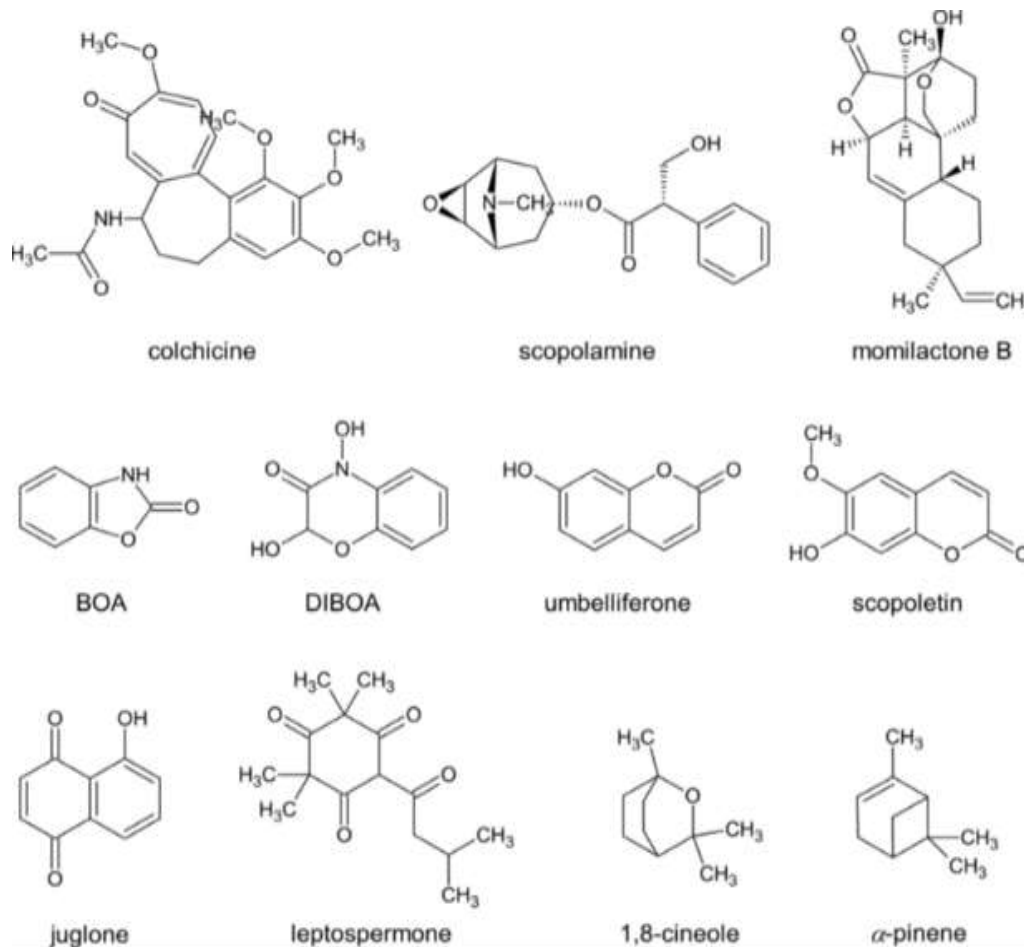
⁷ 2-hydroxy- 7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (HMBOA)

⁸ 2-hydroxy-1,4-benzoxazin-3-one (HBOA)

⁹ 6-methoxy- benzoxazolin-2-one (MBOA)

وان^۱، که در غلات سنتز شده و ضمن تجزیه از طریق ترشح ریشه و همچنین از بافت‌ها و بقایای گیاه به محلول خاک اطراف ریشه‌ها آزاد می‌شوند مورد بررسی قرار گرفته است (Reiss et al., 2018). پس از تولید و رها سازی، این ترکیبات دچار تغییرات فیزیکوشیمیایی و میکروبیولوژیکی می‌شوند و این امر منجر به تغییراتی در سمیت آن‌ها می‌شود (Hussain

et al., 2022). بنزوکسازینون‌ها به شکل گلوکوزیدی در واکنش‌ها ذخیره می‌شوند، اما در نتیجه، محرک‌های خارجی در سیتوپلاسم آزاد می‌شوند و توسط β -گلوکوزیدازها هیدرولیز می‌شوند و واکنش پذیری و فعالیت بیولوژیکی آن‌ها افزایش می‌یابد (Gawronska and Golisz., 2006).



شکل ۲: ساختار شیمیایی تعدادی از ترکیبات طبیعی آلوپاتیک مهم در گیاهان

همچنین نشان داده شده است که آلووشیمیایی حاصل از ژنوتیپ‌های مختلف گندم عمدتاً از رشد گونه‌های مختلف علف‌های هرز از جمله (*Bromus japonicas*)، (*Chenopodium album*)، (*Portulaca*

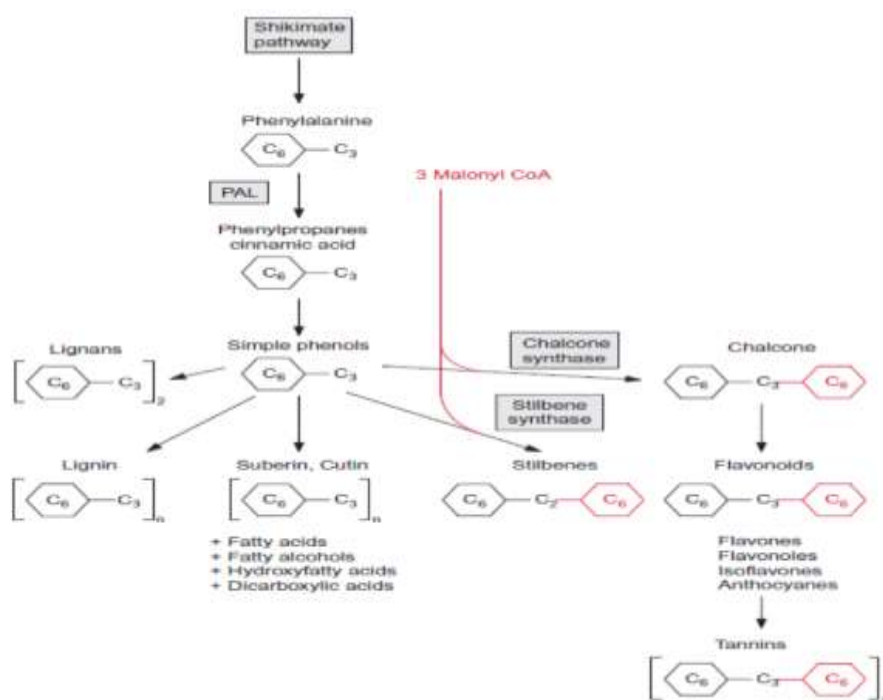
oleraceae)، (*Avena fatua*) و (*Lolium rigidum*) جلوگیری می‌کند (Hussain et al., 2022). میکرو فلور خاک مسئول تبدیل بنزوکسازینون‌ها به بیوعلف‌کش‌های قوی‌تر است. بنزوکسازینون‌ها به

¹ 2,4-dihydroxy-(2H)-1,4-benzox-azin-3(4H)-one (DIBOA)

ترکیبات آلی هستند که ویژگی مشترک آن‌ها شامل یک حلقه معطر با حداقل یک گروه هیدروکسیل است. ترکیبات فنلی از طریق مسیرهای فنیل پروپانوید و شیکیمیک اسید سنتز می‌شوند، در حالی که ترکیب مسیر شیکمات با مسیر موالونات منجر به سنتز فلاونوئیدها می‌شود. این فرآیندها همه در شکل ۳ ارائه شده‌اند.

دلیل سمیت گیاهی، فعالیت خاص و ماندگاری محدود در خاک ممکن است به‌عنوان عوامل کنترل علف‌های هرز مفید باشند. چنین تحقیقاتی می‌تواند برای توسعه اصلاح نژاد گندم غنی از بنزوکسازینون مدرن برای برنامه‌های کنترل علف‌های هرز پایدار مورد استفاده قرار گیرند (Hussain et al., 2022).

ترکیبات فنلی: فنل‌های گیاهی گروه متنوعی از



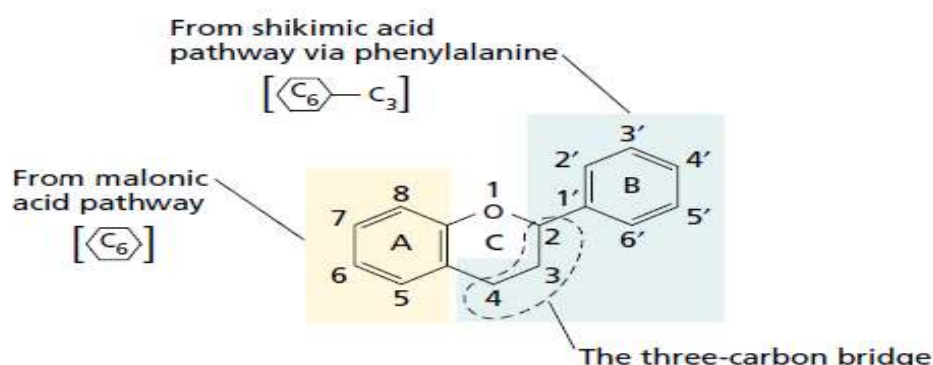
شکل ۳: مسیر بیوسنتز ترکیبات فنلی در گیاهان

اسید p-کوماریک، اسید کافئیک، اسید فرولیک و اسید کلروژنیک را نام برد (Yoneyama and Natsume., 2010).

اسید سینامیک، کافئیک اسید و مشتقات استری شده آن‌ها، در میوه بیشترین فراوانی را دارند، در حالی که مشتقات اسید فرولیک بیشترین فراوانی را در دانه‌های غلات دارند. فلاونوئیدها از جمله قوی ترین آنتی اکسیدان‌هایی هستند که از گیاهان به دست می‌آیند و اثر آن‌ها به دلیل وجود گروه‌های هیدروکسیل در موقعیت‌های ۳ و ۴ حلقه B است که در جابجایی الکترون‌ها شرکت می‌کنند و رادیکال تشکیل شده‌را

ترکیبات فنلی را می‌توان به‌طور کلی به اسیدهای فنولیک، فلاونوئیدها، کومارین‌ها، لیگنین‌ها، تانن‌ها و استیل‌بن‌ها طبقه‌بندی کرد (شکل ۳) (Latif et al., 2017). ترکیبات فنلی می‌توانند به شکل آزاد، کونژوگه شده با قندها یا پروتئین‌ها، به‌عنوان استر، و با پلیمریزاسیون و تراکم از تانن‌ها، لیگنان‌ها، لیگنین، کوتین و سوربین وجود داشته باشند (Borrelli and Trono., 2016). مشتقات بنزوئیک و سینامیک اسید رایج‌ترین مواد آلوشیمیایی با منشاء گیاهی هستند. از جمله این مشتقات می‌توان p-هیدروکسی بنزوئیک اسید، اسید سالیسیلیک، اسید گالیک، اسید وانیلیک،

تثبیت می‌کنند. پیوند دو گانه بین کربن‌های C2 و C3 در حلقه C، همراه با یک گروه کربونیل در کربن C4، نیز در این فرآیند موثر اند (شکل ۴). (Borrelli and Trono., 2016).



شکل ۴: ساختار پایه فلاونوئیدها در گیاهان

به‌عنوان مثال، در یک مطالعه اثر عصاره آبی دلونیکس رژیا (*Delonix regia*) بر رشد کاهو و کلم چینی بررسی شد. در این بررسی اسید کلروژنیک، پروتوکاتچوئیک اسید، اسید گالیک، ۳،۴-دی‌هیدروکسی بنزالدئید، اسید p-هیدروکسی بنزوئیک، اسید کافئیک و اسید ۳،۵-دی‌نیتروبنزوئیک در این عصاره شناسایی شدند. مخلوطی از این ترکیبات آللوپاتیک رشد گیاهان مجاور را مهار کرده و این اثر با افزایش غلظت این ترکیبات افزایش یافت (Li et al., 2019). بررسی‌ها نشان داده‌اند که بعضی از گونه‌های اکالپتوس هم به دلیل داشتن ترکیبات فنلی از قبیل اسیدهای p-کوماریک، گالیک اسید، جنتیزیک اسید، p-هیدروکسی بنزوئیک، سیرینگیک اسید و وانیلیک اسید و کاتکول دارای اثرات مضر بر جوانه زنی و رشد و عملکرد گیاهان زراعی هستند. برخی از محققان مشاهده کردند که استفاده از عصاره دانه (*Sicyos angulatus*) و ماده شیمیایی فنولی آن (۲-لینولئوئیل گلیسرول) باعث تجمع آبسیزیک اسید، سالیسیلیک اسید و جاسمونیک اسید شده و مسیر جیبرلین را مهار می‌کند، بنابراین باعث توقف جوانه زنی بذر کاهو می‌شود (Kumar et al., 2020).

ترکیبات فنلی از طریق تاثیر بر فعالیت‌های هورمونی، نفوذپذیری غشاء، فتوسنتز، تنفس و سنتز ترکیبات آلی نقش آللوپاتیک خود را در گیاهان حساس ایفا می‌نمایند (Latif et al., 2017). ترکیبات فنلی آزاد بر رشد گیاهان تاثیر می‌گذارند زیرا در ریزوسفر تجمع می‌یابند و در نتیجه بر تجمع و در دسترس بودن مواد غذایی خاک تاثیر می‌گذارند (Li et al., 2019). به‌عنوان مثال، آلوشیمیایی‌های اصلی در خاک ریزوسفر *Ageratum conyzoides* شامل اسید p-کوماریک، اسید گالیک، اسید فرولیک، اسید p-هیدروکسی بنزوئیک و اسید آنیسیک هستند که دارای اثرات آللوپاتیک بر روی برنج می‌باشند. تحقیقات صورت گرفته توسط باتیش و همکاران (۲۰۰۹) نشان داد که ترشحات ریشه و بقایای (*A. conyzoides*) مواد بازدارنده را در ریزوسفر خاک آزاد می‌کند و این فیتوتوکسین‌ها بر رشد برنج تاثیر منفی می‌گذارند و محتوای فنلی فیتوتوکسین‌های جدا شده از محلول خاک در مقایسه با محلول خاک شاهد تقریباً شش برابر بیشتر بود (Batish et al., 2009). هنگامی که مخلوطی از ترکیبات فنلی متعدد وجود داشته باشد، اثرات آللوپاتیک قوی‌تر خواهد بود.

تعداد زیادی گزارش در مورد کشف آلوشیمیایی‌های فنلی از گیاهان، گواه مخزن عظیم و تقریباً بهره‌برداری نشده ترکیباتی است که به طور بالقوه می‌تواند برای کنترل آفات و علف‌های هرز در زمینه تولیدات کشاورزی استفاده شود. معمولاً فیتوکمیکال‌ها در گیاهان خانواده‌های آپیاسه^۱، روتاسه^۲، آستراسه^۳ و فاباسه^۴ وجود دارند (Bachheti et al., 2020). به نظر می‌رسد یک گروه هیدروکسیل C7 در ساختار کومارین به طور قابل توجهی به فعالیت علف‌کشی این خانواده از ترکیبات کمک می‌کند، بنابراین، ۷-هیدروکسی کومارین‌ها، مانند امبلیفرون، اسکولتین و اسکوپولتین، به دلیل اثر آللوپاتیک خود شناخته شده‌اند و به عنوان ترکیبات آللوپاتیک دوستدار محیط زیست مورد توجه قرار گرفته‌اند (Galán-Pérez et al., 2022). نتایج تحقیقات نشان داده است ترکیبات فنلی زمانی که با هم و مخلوط استفاده شوند اغلب اثرات آللوپاتیک قوی تری را نشان می‌دهند. به عنوان مثال کورابلوا و همکاران (۱۹۶۹) گزارش کردند که اسکوپولتین زمانی که در ترکیب با اسید کافئیک استفاده می‌شود به عنوان یک کندکننده رشد، مؤثرتر از زمانی است که به تنهایی استفاده می‌شود. اینهلینگ (۱۹۹۶) گزارش کرد که ترکیبی از کومارین (آمبلیفرون)، اسید فنولیک (اسید سالیسیلیک) و فلاونول (روتین) به صورت مخلوط دارای یک اثر سمی قابل توجه است. در حالی که شواهدی دال بر تاثیر اسیدهای فنولیک بر تقسیم سلولی به دست نیامده است اما گزارش‌هایی وجود دارد که نشان می‌دهند ترکیباتی مانند اسکوپولتین و کومارین در کاهش میتوز و همچنین مهار فعالیت‌های آنزیمی تأثیر دارند (Haig et al., 2008).

دانشمندان پس از تجزیه و تحلیل عمیق مشاهده کردند که اسکوپولتین، به عنوان یکی از رایج‌ترین کومارین‌ها در گیاهان عالی دارای سمیت گیاهی قوی روی دانه رست‌های (*Arabidopsis thaliana*) است. این ترکیب فعالیت علف‌کشی خود را در برابر به علف هرز انگلی (*Orobanche crenata*) نیز نشان داده است. گالان-پرز و همکاران، (۲۰۲۲) در مطالعه خود، از متابولیت‌های فنلی برای بررسی تغییرات متابولیک کوتاه مدت ناشی از آلوشیمیایی آمبلیفرون در دانه رست‌های گندم استفاده کردند. آن‌ها نشان دادند که آمبلیفرون باعث اختلال در تنظیم متابولیت‌های درگیر در مسیرهای شیکمات و همچنین در متابولیسم تریپتوفان و تریپتامین می‌شود. این آزمایش بیش از حدیدی در مورد پاسخ اولیه گیاهان به این متابولیت آللوپاتیک تخصصی ارائه می‌دهد و می‌تواند طراحی رویکردهای جدید علف‌کش آلی را ارائه دهد (Misra et al., 2020).

جوگلون (۵-هیدروکسی-۴،۸-نفتالندیون)، که توسط گردوی سیاه (*Juglans nigra* L.) تولید می‌شود یک ترکیب فنلی است که تأثیر منفی آن بر رشد سایر گیاهان به خوبی شناخته شده است. جوگلون یک مهار کننده قوی هیدروکسی فنیل پیرووات دی اکسیژناز است که آنزیم کلیدی در بیوسنتز پلاستوکینون و یوبی کینون است و بنابراین سیستم‌های انتقال الکترون فتوسنتزی و تنفسی را مهار می‌کند (Yoneyama and Natsume., 2010). لپتوسپرمون (۱-هیدروکسی-۲-ایزوالوریل-۴،۶،۸-تترامتیل سیکلوهگز-۵،۳-دیون)، یک تری کتون طبیعی است که توسط ریشه‌های (*Callistemon citrinus*) تولید می‌شود و به دلیل مهار p-هیدروکسی فنیل پیرووات دهیدروژناز

¹ Apiacea

² Rutaceae

³ Asteraceae

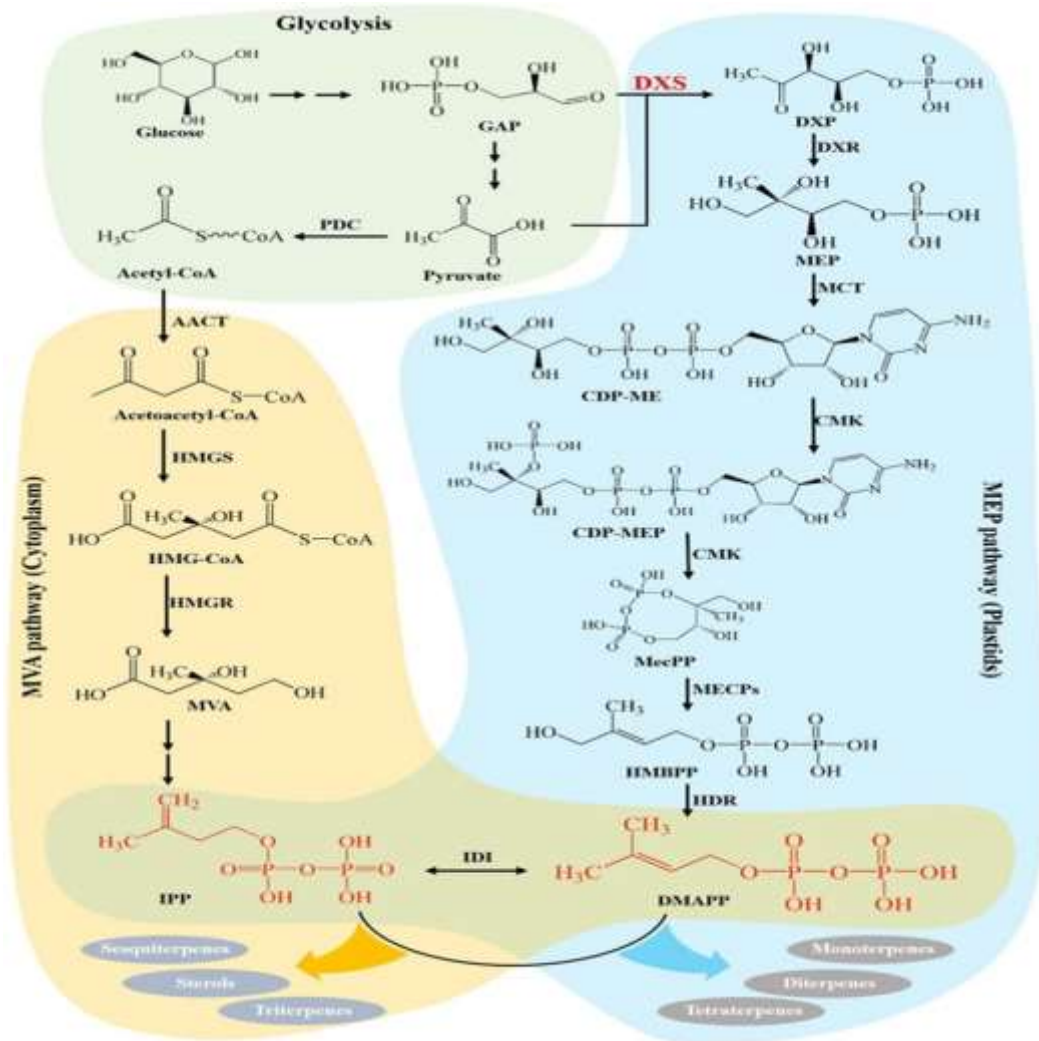
⁴ Fabaceae

ترپنوئیدها فعالیت‌های بیولوژیکی متعددی در گیاهان به‌عنوان عوامل محافظت‌کننده از نور، حفاظت گیاهان در برابر گیاه‌خواران، جذب عوا مل‌گرده‌افشان، هم‌زیستی گیاه با موجودات دیگر و رقابت گیاه با گیاهان دیگر اشاره کرد. مطالعات متعددی ماهیت آللوپاتیک ترپنوئیدها را تایید می‌کند که باعث اثرات بازدارنده و اتوتوکسیک روی جوانه‌زنی و رشد گیاهچه‌ها می‌شود. چنین اثراتی به دلیل فعل‌وانفعالات مشخصی مانند اختلال در تشکیل ATP، کمپلکس شدن با پروتئین‌ها و انسداد تنفس می‌باشد (Bachheti et al., 2020).

مونوترپن‌هایی، مانند ۱،۴-سینئول و ۱،۸-سینئول، اجزای اصلی اسانس‌های گیاهی هستند و به دلیل اثرات بازدارنده قوی خود بر رشد گیاه و جوانه زنی گیاهچه‌ها به‌طور گسترده‌ای شناخته شده‌اند (Latif et al., 2017). مونوترپن‌ها و سزکویی‌ترین‌ها از نظر پتانسیل سمیت گیاهی به خوبی مشخص شده‌اند. به‌عنوان مثال سزکویی‌ترین بتا-کاریوفیلین در بسیاری از فرارورده‌های گیاهی وجود دارد و حتی در غلظت‌های بسیار کم اثر مهاری بر جوانه زنی و رشد گیاهچه (*Brassica napus* L.) و (*Raphanus sativus* L.) دارد (Latif et al., 2017). در مطالعات دیگر، مونوترپن‌های آللوپاتیک مانند تیمول، کارواکرول، ۸-سینئول، الفا پینن و بتاپینن از گونه‌های اکالیپتوس، مرزه و آویشن جدا شدند که دارای اثرات آللوپاتیک هستند (Amiri., 2011). علاوه بر این، سسکوئی‌ترین‌هایی مانند اسپاتولنول و آلفا، بتا و گاما ائودسمول در اکالیپتوس در آزمایش‌های دیگر شناسایی شدند. گیاهان خانواده آسترace مانند بابونه و آفتابگردان نمونه دیگری از منبع طبیعی سسکوئی‌ترین‌ها و سسکوئی‌ترین لاکتون‌های آللوپاتیک هستند (Mohsenzadeh et al., 2011; Araújo et al., 2021).

دارای فعالیت علف‌کشی است. این اختلالات منجر به اختلال در بیوسنتز کاروتنوئید و از بین رفتن کلروفیل می‌شود. عمل علف‌کشی آن در دوزهای بالا توسعه تجاری را غیر ممکن می‌کند. باین حال، ساختار لپتوسپرمون به‌عنوان پایه ای برای توسعه آنالوگ‌های مصنوعی مورد استفاده برای کنترل علف‌های هرز پهن برگ استفاده شده است (Dayan et al., 2011). روغن مانوکا، با ماده فعال اصلی لپتوسپرمون می‌تواند برای تقویت فعالیت علف‌کشی استفاده شود که روغن مانوکا (۱٪) به‌عنوان اسپری پس از سبز شدن به‌طور قابل توجهی رشد و وزن خشک (*Amaranthus retroflexus*)، (*Echinochloa crus-galli*)، (*Abutilon theophrasti*) و (*Digitaria sanguinalis*) را کاهش می‌دهد. دانشمندان ثابت کرده‌اند که روغن مانوکا می‌تواند برای تقویت فعالیت علف‌کشی سایر اسانس‌های علف‌کش به دلیل اثر هم افزایی استفاده شود. این نوع کاربرد امکان استفاده دیگری را برای این ترکیب آللوپاتیک به شکل طبیعی بدون تغییر شیمیایی ساختار ایجاد می‌کند (Soltys et al., 2013). **ترین‌ها:** ترپنوئیدها بر اساس تعداد واحدهای ایزوپرن پنج کربنه که به دو شکل ایزومری ایزوپنتنیل دی فسفات (IPP) و دی متیل آلیل دی فسفات (DMAPP) دیده می‌شوند طبقه بندی می‌شوند، به‌عنوان مثال، مونوترپن‌ها، سزکویی‌ترین‌ها، دی‌ترین‌ها، تری‌ترین‌ها، تتراترین‌ها و پلی‌ترین‌ها به ترتیب از دو، سه، چهار، شش، هشت و بیش از هشت واحد ایزوپرن تشکیل شده‌اند (Nair et al., 2022).

دو مسیر مجزا در تولید واحدهای ایزوپرن شامل مسیر وابسته به موالونیک اسید و مسیر مستقل از آن یا مسیر اریترول فسفات وجود دارد. مسیر وابسته به موالونیک اسید در سیتوزول و مسیر متیل اریترول فسفات در پلاستیدها دیده می‌شود (شکل ۷). (Corso et al., 2021).



شکل ۵: مسیرهای بیوسنتز ترپن‌ها

مومیلاکتون B رشد علف‌های هرز برنج مانند *Echinochloa crusgalli* و *E. colonum* را در غلظت‌های بیشتر از ۱ میکرومول در لیتر مهار می‌کند. این شواهد از این ایده حمایت می‌کند که آلوشیمیایی‌ها می‌توانند ابزارهای مهمی برای مدیریت علف‌های هرز باشند و به مقابله با چالش‌های آلودگی محیطی و مقاومت علف‌کش‌ها کمک کنند (Bachheti et al., 2020).

مکانیسم عمل آلوشیمیایی‌ها: اگر چه پدیده آللوپاتی سال‌ها است که شناخته شده است اما مکانیسم عمل ترکیبات آللوپاتیک هنوز به خوبی شناخته نشده است.

آرائوجو و همکاران، نشان دادند که مونوترپن‌ها می‌توانند با مهار آنزیم آسپاراژین سنتتاز عمل کنند، بنابراین از رشد علف‌های هرز جلوگیری می‌کنند. عملکرد آن‌ها همچنین ممکن است شامل اختلال در تنفس سلولی میتوکندریایی و آزادسازی آهسته پروتئین‌ها در غشای پلاسمایی باشد. دی‌ترپن مومیلاکتون دارای خواص آللوپاتیک است مانند فعالیت ضدقارچی در برابر پاتوژن (*Piricularia oryzae*), که منجر به کاهش ۱۰ تا ۳۰ درصدی در محصول برنج و همچنین کاهش تولید در محصولات گندم، جو و ارزن می‌شود (Zhao et al., 2018).

سیستیک فرایندها بستگی دارد که در شرایط طبیعی ویژه و در یک مکان خاص رخ می‌دهند (Mehdizadeh and Mushtaq, 2019).

محلول خاک نقش مهمی در آلودگی ایفا می‌کند، بسیاری از ترکیباتی که آلودگی در نظر گرفته می‌شوند، عمدتاً متابولیت‌های ثانویه هستند که در ریزو سفر ترشح می‌شوند و بر رشد گیاهان در حال رشد در مجاورت گیاهان آلودگی تأثیر می‌گذارند (Duke., 2010). ترشحات ریشه ای اعمال متعددی از قبیل محافظت در برابر علفخواران، تغییر خواص شیمیایی خاک و تحریک رشد گیاه را می‌توانند نشان دهند. متابولیت‌های ثانویه گیاهی تولید شده، شوره‌زدایی میکروبی را در ریزوسفر گیاهان مهاجم مهار می‌کنند و در نتیجه بر رشد و نیتروژن قابل دسترس برای جامعه مهاجم تأثیر می‌گذارند (Latif et al., 2017).

بسیاری از مواد آلودگی بالقوه فعالیت بیولوژیکی ضعیفی را بر روی گیاهان موجود در خاک نشان می‌دهند که به دلیل شستشوی سریع این ترکیبات از ناحیه ریشه، ناپایداری یا تخریب سریع آنها توسط میکروارگانیسم‌ها است (Mehdizadeh and Mushtaq., 2019).

تحقیقات اخیر ثابت کرده است که سینترسیم مواد آلودگی می‌تواند فراهمی زیستی را افزایش دهد که منجر به افزایش ماندگاری مخلوط‌های آلودگی شیمیایی در ماتریکس خاک می‌شود. این رابطه مطالعه آلودگی را پیچیده‌تر کرده است، زیرا باید ترکیبات آلودگی شیمیایی را که قبلاً حذف شده‌اند را در نظر بگیریم، زیرا ممکن است، در ترکیب با سایر ترکیبات، اثرات آلودگی از خود نشان دهند (Mehdizadeh and Mushtaq., 2019). برای استفاده گسترده از گیاهان زراعی و ریزو سفرهای آنها برای کنترل علف‌های هرز داشتن دانش جامع از فعل و انفعالات گیاه و خاک، شناسایی

یکی از چالش‌های مهم در آلودگی، تعیین مکانیسم خاص عمل آلودگی شیمیایی‌ها و ارتباط آن با ماهیت شیمیایی متنوع این ترکیبات و مکان‌های هدف متعدد آنها در گیاهان است. آلودگی شیمیایی‌ها بسته به نوع ترکیب و نوع گیاه، بر اساس فعالیت‌هایی مانند دفع، مهار رشد، غیرفعال‌سازی پروتئین، اختلال تنفسی و غیره دارای مکانیسم‌های اثر متفاوتی هستند (Gawronska and Golisz., 2006) برای استفاده از یک استراتژی مناسب در مدیریت علف‌های هرز، شناخت تمامی فعل و انفعالات شیمیایی، بیولوژیکی و فیزیکی موجود بین گیاه و علف هرز بسیار مهم است (Lengai et al., 2020). انتشار مواد آلودگی شیمیایی در شرایط خشک و نیمه‌خشک به وسیله‌ی تبخیر صورت می‌گیرد، به این ترتیب این مواد به صورت بخار توسط گیاهان نهان‌دانه جذب می‌شوند. گیاهان می‌توانند از میعانات این بخارات به صورت شبیم استفاده کنند و یا میعانات می‌توانند به خاک برسند و توسط ریشه جذب شوند (شکل ۱) (Kassam et al., 2019).

روش دیگر عمل، شستشوی بقایای گیاهی با آب است که مواد آلودگی را از قسمت‌های روی زمین گیاه به خاک یا گیاهان دیگر منتقل می‌کند. منبع مستقیم ورود آلودگی شیمیایی به ریزوسفر خاک، دفع ریشه‌ای است. پیچیده‌ترین و ناشناخته‌ترین روش زمانی است که مواد سمی در حین تجزیه بقایای گیاهی توسط میکروارگانیسم‌ها تولید می‌شوند (Mehdizadeh and Mushtaq, 2019). در بیشتر موارد، تداخل آلودگی نتیجه عملکرد هماهنگ ترکیبات مختلف است. واکنش گیاهان به آلودگی شیمیایی‌های مختلف به شدت تحت تأثیر غلظت این مواد است. در یک غلظت معین، آنها از رشد یک گونه خاص جلوگیری می‌کنند و در غلظت دیگری می‌توانند رشد همان گونه یا گونه دیگر را افزایش دهند. علاوه بر این، سرنوشت ترکیبات آلودگی به برهم‌کنش‌ها و

متابولیت‌ها و تعیین ماندگاری آن‌ها ضروری است (Mwendwa et al., 2021).

آلوشیمیایی‌های فیتوتوکسیک شامل آمینوفنوکسازینون‌ها هستند که از بنزوکسازینوئیدهای تولید شده توسط گندم و همچنین در ریزوسفر توسط میکروبیوتای خاک تولید می‌شوند (Macías et al., 2019). بنزوکسازینوئیدها متابولیت‌های زیست فعال منحصربه‌فردی هستند که توسط اعضای خاصی از پوآسه از جمله ذرت، گندم، چاودار و برخی دولپه‌ها تولید می‌شوند (Mwendwa et al., 2021).

وجود تنش‌های محیطی مختلف از قبیل تنش‌های شوری و خشکی بر محتوای ترکیبات آلوشیمیایی گیاه و تراوش آن‌ها به محیط کاملاً اثر گذار بوده و جوانه زنی و رشد گیاهان مجاور را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Hosseinzadeh et al., 2016; Banakar et al., 2022).

تأثیر مواد آلوشیمیایی بر رشد و نمو گیاه: ترکیبات آللوپاتیک می‌توانند باعث اختلالات شدید رشدی شوند و حتی منجر به توقف کامل رشد در گیاه شوند. فعالیت ویژه مونوترپن‌های فرار در متوقف کردن تقسیم میتوزی و بازدارندگی طولیل شدن سلول مشاهده شده است (Kumar et al., 2020). عمل ترکیباتی مانند کومارین، سینثول و اسکوپولتین منجر به تشکیل سلول‌هایی با شکل‌های تغییر یافته و هسته‌های غیرعادی و ساختارهای سلولی بسیار واکنش‌پذیر می‌شود (Inderjit Keating, 2019). کومارین‌های اگزوزن همچنین می‌توانند میتوز را در سلول‌های نوک ریشه پیاز به تأخیر بیندازند و کومارین‌های ترشح شده از (*Anthoxanthum odoratum*) می‌توانند رشد دانه رسته‌های (*Zoysia japonica*) را مهار کنند (Chou, 2019). بسیاری از مطالعات انجام شده بر روی عصاره‌های به دست آمده از گونه‌های مختلف گیاهی نشان داده‌اند که اثرات

سمی مواد آلوشیمیایی مبتنی بر تاخیر در جوانه‌زنی بذر و مهار رشد دانه رسته‌ها می‌باشد. بازدارندگی رشد همچنین می‌تواند تغییر شکل‌های تشریحی-مورفولوژیکی در نوک ریشه ایجاد کند. اسیدهای فنولیک، مانند کومارین‌ها، اثرات بازدارندگی مشابهی بر رشد گیاه نشان می‌دهند و باعث ایجاد ناهنجاری‌های مورفولوژیکی ریشه می‌شوند (Kumar et al., 2020). تیمار دانه رسته‌های سویا با اسیدهای بنزوئیک و سینامیک اسید منجر به تغییر شکل‌هایی مانند عدم وجود کرک، نداشتن ریشه‌های جانبی و تمایل ریشه‌ها به رشد افقی می‌شود (Sathishkumar et al., 2020).

سایر محققان همچنین اثر اسید فرولیک و اسید p-کوماریک را به عنوان محدودکننده انبساط برگ خیار، اسید p-هیدروکسی بنزوئیک و اسید وانیلیک موجود در ترشحات ریشه فلفل دلمه‌ای قرمز را به عنوان بازدارنده اتوتوکسیک توصیف کردند که مانع از رشد ریشه‌های جنبی فلفل‌های کشت شده در محصولات تک کشت می‌شود (Rice, 1984).

همچنین مشاهده شد که اثر بازدارندگی اسیدهای فنولیک (اسیدهای وانیلیک، فرولیک، p-کوماریک و p-هیدروکسی بنزوئیک) بر رشد گیاهچه و جوانه‌زنی بیشتر به نوع هیبرید ذرت بستگی دارد تا نوع اسید. مخلوط اسیدهای مورد بررسی اثر بازدارندگی قوی‌تری نسبت به هر یک از این اسیدها به تنهایی ایجاد می‌کند که این قضیه با تئوری عملکرد سینرژسم این ترکیبات مطابقت دارد (Parthasarathy et al., 2021). مونوهیدروکسی فنل‌ها به عنوان کوفاکتورهای ایندول استیک اسید اکسیداز، تجزیه اکسین‌ها را تسریع کرده و در نتیجه منجر به کاهش سطح اکسین و در نهایت کاهش رشد می‌شوند. این درحالی است که پلی‌فنل‌ها و دی‌هیدروکسی اسیدها اثرات معکوس دارند و از دکربوکسیلاسیون IAA جلوگیری می‌کنند و

در نتیجه رشد را تسریع می‌کنند (Bogatek et al., 2005). اثرات نامطلوب اسیدهای هیدروکسامیک بر عملکرد اکسین ممکن است به این دلیل باشد که این اسیدها توانایی اکسین برای اتصال به مکان‌های گیرنده در غشای سیتوپلاسمی را کاهش می‌دهند. برخی از آلوشیمیایی‌های مشابه اکسین‌ها بیوستز اتیلن را تحریک می‌کنند، بنابراین تولید اتیلن ممکن است نوعی شاخص برای حضور آلوشیمیایی‌ها در محیط باشد (Bogatek et al., 2005).

تغییرات در نفوذپذیری غشای سلولی: یک تغییر مهم ناشی از آلوشیمیایی‌ها، تأثیر آن‌ها بر ساختار و عملکرد غشاهای سیتوپلاسمی است (Soltys et al., 2013). آلوشیمیایی‌ها مسیر رشد و نمو گیاه را با تغییر وضعیت غشاهای سیتوپلاسمی تعیین می‌کنند و در نتیجه بر روند فرآیندهای بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی در بخش‌های مختلف سلول تأثیر می‌گذارند.

آسیب به غشای سلولی بر کل متابولیسم و تمام فرآیندهای فیزیولوژیکی تأثیر می‌گذارد. پیامد تغییرات ساختاری، محدود کردن عملکرد پروتئین‌های آنزیمی می‌باشد که بر انتقال و تجمع یون‌ها و همچنین تعادل آب تأثیر می‌گذارد. هیدراتاسیون بافت‌های گیاهی بر وضعیت دستگاه روزنه تأثیر گذاشته و بنابراین روند فتوسنتز را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Soltys et al., 2013). ترکیبات آللوپاتیک همچنین ممکن است با مجموعه‌های مولکولی در غشاهای میتوکندری و کلروپلاست بر همکنش نموده و انتقال الکترون را در آن‌ها تغییر داده؛ یا تشکیل ATP را کاهش دهند. مهارکننده‌های آلوشیمیایی همچنین می‌توانند با تغییر عملکرد فیتوهورمون‌ها از طریق واکنش با مکان‌های گیرنده، بر فرآیندهای غشای سیتوپلاسمی تأثیر منفی بگذارند (Cheng and Cheng., 2015).

سایر مهارکننده‌هایی که ساختارهای غشایی محلول در چربی را تجزیه می‌کنند، مانند ترپنوئیدها و کوئینون‌های سورگولئون و جوگلون نیز می‌توانند روی سطح غشاء جذب شوند (Gniazdowska et al., 2004). دانشمندانی که روی ساپونین‌ها تحقیق می‌کنند، با مشاهده آسیب‌های شدید ناشی از کاربرد ساپونین‌ها در ریشه‌های دانه رست گندم، پتانسیل بازدارندگی بالای آن‌ها را در برابر گیاهان و میکروارگانیسم‌ها را نشان داده‌اند (Macías et al., 2019). ساپونین‌ها با عناصر تشکیل دهنده غشای سیتوپلاسمی شامل پروتئین‌ها و لیپیدها برهمکنش دارند. در نتیجه این عمل، قهوه‌ای شدن مریستم راسی رخ داده که در مرحله بعدی منجر به مرگ سیستم ریشه می‌شود (Rice., 1984). اثرات ساپونین‌ها بر کاهش فعالیت آنزیم‌های غشایی مانند NAD اکسیداز و ملات دهیدروژناز متمرکز است. فعل‌وانفعالات ساپونین‌ها با اجزای غشایی عامل اصلی آسیب ناشی از ساپونین می‌باشد (De Bertoldi et al., 2009). ترکیبات آلوشیمیایی تأثیر قابل توجهی بر تعادل آب در گیاه دارند. یک نمونه از این ترکیبات آلوشیمیایی که بر تعادل آبی گیاهان تأثیر می‌گذارد، اسید فرولیک می‌باشد که تأثیر منفی بر جذب آب توسط دانه رست‌های خیار، لوبیا و گوجه فرنگی دارد (Mamolos., 2008). این ترکیب در مقایسه با اسید -p کو مار یک، اثر بازدارندگی قوی‌تری بر جذب آب توسط ریشه دارد (Schandry and Becker., 2020). به گفته محققان، تنظیم‌کننده‌های رشد گیاه نیز در مکانیسم اثر آلوشیمیایی نقش دارند. اسیدهای -p- کوماریک و فرولیک، و همچنین عصاره‌های بسیاری از علف‌های هرز اثراتی وابسته به غلظت ترکیبات با خواص آللوپاتیک ایجاد می‌کنند. آن‌ها در غلظت‌های بالاتر، باعث بسته شدن روزنه‌ها و کاهش فتوسنتز شده‌اند؛ در حالی که در غلظت‌های پایین‌تر پتانسیل

آب را کاهش داده، که نتیجه آن کاهش پتانسیل اسمزی و افزایش مقاومت گیاه بوده است (Chou., 1999). یکی از مهم‌ترین تغییرات ناشی از آلوشیمیایی‌های فعال، تأثیر آن‌ها بر ساختار و عملکرد غشاهای سیتوپلاسمی است. آلوشیمیایی‌ها با تغییر وضعیت غشاهای سیتوپلاسمی، پیشرفت رشد و نمو گیاه را تعیین می‌کنند، و در نتیجه بر روند فرآیندهای بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی قسمت‌های مختلف سلول‌ها تأثیر می‌گذارند (Lengai et al., 2020).

هنگامی که غشای سلولی آسیب می‌بیند، تغییراتی در کل متابولیسم و فرآیندهای فیزیولوژیکی ایجاد می‌شود. این اثرات مخرب قوی به فنل‌ها نسبت داده شده که از فراوان‌ترین و رایج‌ترین ترکیبات سنتز شده در گیاهان بوده و حتی در غلظت‌های پایین نیز اثرات سمی دارند (Mehdizadeh and Mushtaq., 2019).

مکانیسم اصلاح نفوذپذیری غشا توسط ترکیبات فنلی عمدتاً بر اساس کاهش پتانسیل غشا ناشی از آن‌ها می‌باشد که با از بین رفتن پتانسیل غشایی ناشی از کاربرد سالیسیلیک اسید در میتوکندری مشابه است. مطالعات نشان داده است که نفوذپذیری غشاهای سیتوپلاسمی به الکترولیت‌ها، توسط اسیدهای فنولیک تحت تأثیر قرار می‌گیرد و اسیدهای p-کوماریک و فرولیک در تجزیه غشا نسبت به اسیدهای -p هیدروکسی بنزوئیک و وانیلیک موثرتر هستند و اثر مخرب آن‌ها بر اساس میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی قابل اندازه‌گیری می‌باشد. به عنوان مثال، فعالیت سمی بنزوئیک اسید و اسید سینامیک به واسطه تولید رادیکال‌های آزادی است که به غشای سیتوپلاسمی آسیب می‌رسانند. این رادیکال‌ها می‌توانند در طی تبدیل اکسیداتیو فنل‌ها که در حین لیگنینی شدن دیواره سلولی اتفاق می‌افتد، تشکیل شوند (Doblinski et al., 2003).

تأثیر بر جذب آب و مواد مغذی: نتایج تحقیقات قبلی نشان داده است که غلظت و نوع ترکیبات فنلی در خاک‌ها بر روی جوانه زنی بذر گیاهان موثر است و عدم جوانه زنی بذر به شدت با مهار آنزیم‌های گلیکولیز و مسیر اکسیداتیو پنتوز فسفات درگیر در اولین مراحل جوانه زنی بذر، مرتبط می‌باشد. آلوشیمیایی‌ها تأثیر بسزایی در تامین مواد معدنی گیاهان دارند و غلظت بهینه آن‌ها برای رشد و نمو مناسب گیاه ضروری می‌باشد. مواد موجود در تجزیه بقایای گیاهی، عصاره‌ها و شیرابه‌ها ممکن است مسئول تغییر محتوای معدنی گیاهان مورد مطالعه باشند (Muscolo et al., 2001). بسیاری از تحقیقات مکانیسم اثر مهارکننده‌ی ترکیبات فنلی بر جذب یون توسط ریشه‌های گیاهان عالی را مورد بحث قرار داده‌اند (Akemo et al., 2000).

مشخص شده است که در نتیجه از بین رفتن پتانسیل الکتروشیمیایی غشایی غشاهای سیتوپلاسمی، افزایش نفوذپذیری به اسیدهای فنولیک ایجاد می‌شود. توانایی ترکیبات فنلی برای مهار تنفس و متابولیسم در میتوکندری و در نتیجه تغییر در سنتز ATP که مسئول انتقال کارآمد غشاء است نیز باید در نظر گرفته شود. اثرات اصلی حاصل از اسیدهای فنولیک که می‌توانند غلظت مواد معدنی را در گیاه تغییر دهند، شناخته شده و تأثیر آن‌ها عمدتاً به نوع لیگاندهای حلقه بنزوئیک بستگی دارد؛ به عنوان مثال گروه‌های هیدروکسیل می‌توانند اثر بازدارندگی را کاهش دهند. اسیدهای فنولیک می‌توانند سبب تغییر سرعت جذب، و همچنین در طولانی مدت، تغییر غلظت یون‌ها در بافت‌های گیاهی شوند (Glaž et al., 2017). بر اساس بسیاری از پژوهش‌های قبلی اکثر اسیدهای فنولیک باعث کاهش سطح عناصر ضروری می‌گردند، به جز اسید کلروژنیک که در مورد بافت‌های گیاه *Amaranthus retroflexus* آمارانتوس رتروفلکسوس

(L) باعث کاهش سطح فسفر و افزایش نیتروژن شده و تأثیری بر سطح پتاسیم ندارد. اسید سالیسیلیک هم با مهار جذب یون‌های پتاسیم و فسفر توسط ریشه جو، بر جذب یون‌ها تأثیر منفی می‌گذارد. اسیدهای بنزوئیک و سینامیک به دلیل اختلال در جذب و انتقال یون در گیاه باعث مهار رشد دانه رست‌های سویا می‌شوند. نرخ جذب یون بسته به غلظت اسید سینامیک در خاک ریزوسفر متفاوت می‌باشد. برای یون‌های فسفات، مهار در غلظت‌های بالاتر رخ داده و سمیت اسیدی با کاهش pH خاک افزایش می‌یابد (Hoang Anh et al., 2021).

آلوشیمیایی‌ها می‌توانند فعالیت‌های Na^+/K^+ ATPase را که در جذب و انتقال یون‌ها در غشای پلاسمایی سلول دخالت دارد، مهار کنند. برگمارک و همکاران (۱۹۹۲) دریافتند که اسید فرولیک (۲۵۰ میکرومولار) جذب آمونیوم و نیترات را در دانه رست‌های ذرت مهار می‌کند، اگرچه جذب آمونیوم نسبت به نیترات حساسیت کمتری نسبت به این تیمار دارد. آبناولی و همکاران (۲۰۱۰) دریافتند که ترکیبات آلوشیمیایی ترانس سینامیک، فرولیک اسید و اسید - p کوماریک جذب خالص نیترات و فعالیت غشای پلاسمایی H^+ -ATPase را در دانه رست‌های ذرت مهار می‌کنند، در حالی که آمبلیفرون و کافئیک اسید هیچ تأثیری بر فعالیت H^+ -ATPase ندارند. بقایای آفتابگردان بر رشد گیاه و راندمان انتقال مواد جذب شده و تجمع مواد مغذی در گیاهان تربچه تأثیر منفی می‌گذارد (BarrosdeMoraes et al., 2014).

اختلال در سیستم آنتی اکسیدانی و تأثیر بر فتوسنتز: بین فرایندهای تنفس و رشد همبستگی قوی وجود دارد. بنابراین ترکیباتی که باعث اختلال در فرایندهای تنفسی می‌شوند، تأثیر قابل توجهی بر روند رشد نیز دارند. این اثرات عمدتاً در میتوکندری، به‌ویژه در چرخه کربس و تحولات زنجیره تنفسی مشاهده

می‌شود (Kumar et al., 2020). در لپه‌های سویا آلفا پینن و اسید سینامیک به دلیل اندازه کوچک، در مقایسه با کوئرسیتین و جوگلون، به‌طور مؤثرتری به بافت‌ها نفوذ کرده و در نتیجه آسیب به میتوکندری را تسریع می‌کنند (Peñuelas et al., 1996). گلیکوزیدها نیز بر روند تنفس سلولی تأثیر منفی می‌گذارند. گلیکوزیدهای رزین در گیاه (*Pomea tricolor* L.) پمپ‌های ATPase غشایی را مهار می‌کنند (Calera et al., 1995). اختلال در فرآیند فتوسنتز ناشی از ترکیبات آلوشیمیایی ممکن است یکی از دلایل اثرات بازدارنده آن‌ها بر رشد گیاه باشد. در بین اسیدهای فنولیک، بیشترین سمیت توسط اسید سالیسیلیک آشکار می‌شود. اما به‌طور کلی ترکیبات فنلی تأثیر ضعیفی بر فرآیند فتوسنتز دارند (Latif et al., 2017). ترکیبات فنلی می‌توانند آزاد شدن اکسیژن توسط کلروپلاست‌ها را مسدود کنند، اما غلظت‌های بالا از این ترکیبات برای ایجاد تغییرات قابل توجه لازم است. بر اساس مطالعات انجام شده بر روی سوسپانسیون سلولی (*Abutilon theophrasti*)، نشان داده شده است که در بالاترین غلظت‌های آزمایش شده، اسید وانیلیک و فرولیک به ترتیب، فتوسنتز و سنتز پروتئین را مهار کرده، در حالی که اسیدهای کلروژنیک و p-کوماریک هیچ یک از فرآیندهای فیزیولوژیکی را مهار نکردند (Latif et al., 2017). اختلال در فتوسنتز همچنین می‌تواند توسط اسیدهای آلی با زنجیره کوتاه، لاکتون‌های سزکوئی ترپن، آلکالوئیدهای ایندول یا فلاونوئیدها ایجاد شود. به‌عنوان مثال، آرتمیزینین، یکی از لاکتون‌های سزکوئی ترپن، یک بازدارنده بسیار فعال فتوسنتز می‌باشد، زیرا این فرآیند را حتی در غلظت‌های پایین کاهش می‌دهد. تأثیر مواد آللوپاتیک بر فتوسنتز به صورت تغییر در فعالیت کلروپلاست منعکس می‌شود، به‌عنوان مثال سورگولئون و جوگلون می‌توانند به‌عنوان

مهارکننده های کینون عمل کنند. در مطالعه ای سورگولئون شناسایی شده در سورگوم در غلظت‌های پایین، باعث مهار ۵۰ درصدی تولید اکسیژن توسط برگ‌های سویا شد (Glab et al., 2017).

تأثیر بر عملکرد و فعالیت آنزیم‌ها: آللویشیمیایی‌های می‌توانند بر روی سیستم‌های آنزیمی هم بصورت بازدارنده و هم فعال کننده موثر واقع شوند. کاهش سنتز پروتئین توسط فنل‌ها و همچنین تغییرات در متابولیسم ترکیبات پورفیرین ناشی از اسیدهای فنولیک بسیار رایج است. این امر منجر به مهار سنتز کلروفیل و هموگلوبین شده که برای تشکیل گرهک‌های ریشه توسط حبوبات ضروری می‌باشد (Bogatek et al., 2005). بر اساس آزمایشی که بر روی ساقه و برگ خیار کشت شده بر روی محیطی حاوی مقادیر بالایی از ترکیبات فنلی انجام شد، مشخص گردید که فعالیت IAA اکسیداز در گیاهان کشت شده در محیط حاوی مقادیر بالای ترکیبات فنولی بیشتر از گیاهان کشت شده در محیط‌های با محتوای کم بود. نتایج مطالعات دیگر بر روی این ترکیبات نشان می‌دهد که ترکیبات فنلی، به ویژه اسیدهای فنلی، باعث افزایش فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز در ریشه‌های شبدر سفید می‌شوند (Bogatek et al., 2005). آللویشیمیایی‌ها عموماً بر فرآیندهای سلولی تأثیر می‌گذارند، اما به اندامک‌های سلولی آسیب نمی‌رسانند. اثرات مستقیم قابل مشاهده خواص فیتوتوکسیک آن‌ها شامل دانه‌های متورم، پوسیدگی یا متورم شدن نوک ریشه، عدم وجود تارهای کشنده ریشه، کاهش تجمع زیست توده خشک، سرعت جوانه‌زنی سرکوب شده و کاهش پتانسیل تولیدمثلی می‌باشد (Mushtaq et al., 2020). مطالعات قبلی نشان داده اند که آنزیم کلیدی λ-فسفوریلاز درگیر در جوانه زنی بذر ممکن است توسط اسید کلروژنیک، اسید کافئیک و کاتکول مهار شود (Rice, 1984; Einhellig, 1995).

علاوه بر این آنزیم‌های پلی فنل اکسیداز، کاتالاز و سلولاز را می‌توان توسط اسید تانیک سرکوب کرد. این ترکیب همچنین می‌تواند سنتز آمیلاز و اسید فسفاتاز را در آندو سپرم کاهش دهد. اسیدهای فنولیک می‌توانند فعالیت فنیل آلانین آمونیلاز (PAL) و بتا گلوکزیداز را افزایش دهند. پروتئاز، اینورتاز و سوکسینیک دی هیدروژناز می‌توانند توسط آللویشیمیایی سرکوب شوند. مطالعات پیشین نشان داده‌اند که کافئیک اسید، گالیک اسید و فنل‌ها متابولیسم فنیل آلانین را با سرکوب فعالیت‌های PAL و سینامیک اسید-۴-هیدروکسیلاز تنظیم می‌کنند (Lin et al., 2001).

عوامل مؤثر بر آزادسازی آللویشیمیایی: مهم‌ترین چالش مرتبط با کنترل آللوپاتیک علف‌های هرز، غلظت کم آللویشیمیایی‌ها در گیاهان تولید کننده آن‌ها و دشواری در سنتز این ترکیبات، برای استفاده‌های تجاری در مقیاس بزرگ می‌باشد. یک پیشنهاد برای حل این مشکل، استفاده از عوامل تنش‌زا است که به‌طور کلی سنتز ترکیبات آللوپاتیک را در گیاهان تقویت می‌کند. علاوه بر این، عوامل زیستی و غیرزیستی بر بیان ژن‌های درگیر در بیوسنتز ترکیبات آللوپاتیک تأثیر می‌گذارند و بنابراین ابزاری برای تغییر غلظت و سرنوشت ترکیبات آللوپاتیک در محیط هستند (Inderjit Keating., 2019). محرک‌های ناشی از استرس که توسط گیاه در سطح سلولی دریافت می‌شوند، مسیرهای انتقال سیگنال متفاوتی را دنبال می‌کنند که منجر به پاسخ متابولیک مستقیم و فعال شدن بیان ژن‌ها می‌شوند. واکنش‌هایی که معمولاً تحت تأثیر سیگنال‌های محیطی فعال می‌شوند شامل تشکیل آنزیم‌ها و سنتز پروتئین‌های استرس، هورمون‌ها و متابولیت‌های استرس می‌باشد (Scavo and Mauromicale., 2021). علاوه بر این، مشاهده شده است که آللویشیمیایی‌های موجود در مجاورت

یافته است. اسکوپولتین به گیاهان تنباکو کمک می‌کند تا در خاکی که کمبود بور، منیزیم، کلسیم و فسفر دارد، زنده بمانند (Maqbool and Abdul., 2013). قبلاً افزایش سنتز آلوشیمیایی در شرایط غلظت بالای فلزات سنگین در خاک مشاهده شده بود. نتایج بدست آمده توسط محققان دیگر نیز نشان دادند که استرس شدید فلز سنگین باعث افزایش سطح مومیلکتون B در محصولات برنج می‌شود (Kato-Noguchi., 2009). در پاسخ به موجودات بیماری‌زا، گیاهان مکانیسم‌های دفاعی را فعال می‌کنند که باعث افزایش تولید متابولیت‌های ثانویه با اثرات دفاعی می‌شود (Nornasuha and Ismail., 2017). دفع بقایای گیاهی می‌تواند باعث ایجاد تنش زیستی برای گیاهان تازه در حال رشد شود. میکروارگانیسم‌ها از انرژی، برخی عناصر معدنی، آب و اکسیژن در هنگام تجزیه باقیمانده‌ها استفاده می‌کنند، و اگر این مواد به میزان کافی در محیط خاک وجود نداشته باشند، رقابت برای منابع محدود ایجاد می‌شود. برخی از محصولات بقایای تجزیه شده دارای ارزش غذایی برای پوشش گیاهی جدید هستند؛ برخی دیگر فیتوتوکسیک بوده و با میکروب‌های خاک برهمکنش دارند (Gawronska and Golisz., 2006). نمونه دیگری از تنش زیستی، رقابت در بین گیاهانی است که در شرایط نامناسبی زندگی می‌کنند که منابع لازم برای رشد وجود ندارد. تداخل آللوپاتیک می‌تواند بین گیاهان همان گونه نیز رخ دهد. بروز خود مسمومیت هنگام پیوند درختان میوه در باغات، درختچه‌ها و مزارع چند ساله، نیز مشکل ایجاد می‌کند. (Gawronska and Golisz., 2006). در یک اکوسیستم پیچیده، عوامل استرسی مختلف به‌طور هم افزایی برای افزایش سنتز آلوشیمیایی عمل می‌کنند. این امر باعث ایجاد مشکلاتی در دستکاری القای استرس به‌منظور به دست آوردن مقادیر کافی از ترکیبات با پتانسیل آللوپاتیک

ریشه گیاهان یا القا شده توسط گیاهان مجاور می‌تواند باعث ایجاد استرس اکسیداتیو ثانویه بر روی گیاهان شوند. این پدیده‌ها باعث افزایش گونه‌های فعال اکسیژن، فعال شدن سیستم آنتی اکسیدانی سلولی و اختلال در تعادل هورمونی می‌شوند (Maqbool and Abdul., 2013).

عوامل محیطی مانند آب و هوا، ساختار خاک، محتوای مواد مغذی خاک، خواص آب (فیزیکی، شیمیایی و بیولوژیکی) و اعمال کشاورزی مسئول غلظت آلوشیمیایی در گیاه هستند (Maqbool and Abdul., 2013). در شرایط تنش، گیاهان مواد آلوشیمیایی تولید می‌کنند که عمدتاً از اسیدهای فنولیک و تربنئیدها تشکیل شده‌اند. فعالیت آللوپاتیک در شرایط خاک خشک برای گونه‌های گیاهی مانند کاساوا سورگوم، آفتابگردان و گردو در شرایط خاک خشک بیشتر از مناطق با آبیاری مطلوب می‌باشد. تحت شرایط خشکی، سطوح بالایی از گلیکوزیدهای سیانوزنیک برای گونه‌های ذکر شده در بالا و افزایش مقادیر اسید فرولیک در گندم ثبت شده است (Maqbool and Abdul., 2013). علاوه بر این، افزایش خودکار سمیت جو در شرایط خشکی مشاهده شده، و واکنش برنج به خشکی و شوری نیز از طریق تولید مومیلکتون‌های A و B به‌عنوان یک مکانیسم دفاعی نشان داده شده است (Scavo and Mauromicale., 2021). افزایش در تولید ترکیبات فنلی در نتیجه تغییرات در خصوصیات خاک، مانند هدایت هیدرولیکی، pH، محتوای کربن آلی و محتوای مواد مغذی مشاهده شده است (Nornasuha and Ismail., 2017). ترشح فنولیک‌ها بر در دسترس بودن مواد مغذی، پویایی مواد آلی و شوره سازی تأثیر می‌گذارد. به‌عنوان مثال، غلظت اسکوپولتین و اسید کلروژنیک در تمام گیاهان تنباکو و آفتابگردان تحت شرایط کمبود پتاسیم، گوگرد و نیتروژن چندین برابر افزایش

برای استفاده در تولید علف‌کش‌های زیستی می‌شود (Scavo and Mauromicale, 2021). با این حال، پیشرفت‌های فوق‌العاده در زیست‌شناسی مولکولی، متابولیسم یک، ژنومیکس، و پروتئومیکس، و همچنین تکنیک‌های بیوتکنولوژیکی مدرن، به درک بهتر چنین فعل‌وانفعالات پیچیده‌ای کمک کرده‌اند. فعل‌وانفعالات آللوپاتیک ناشی از تنش‌های زیستی و غیرزیستی باعث ایجاد فرایندهایی در تمام سطوح روابط تغذیه‌ای می‌شود که می‌تواند برای توسعه اقدامات کنترل زیستی در کشاورزی ارگانیک و همچنین در مدیریت اکوسیستم مورد استفاده قرار گیرد.

نتیجه‌گیری نهایی

مبالغ هنگفتی که هر ساله کشاورزان صرف کاهش اثرات سوء علف‌های هرز بر روی محصولات خود می‌کنند و همچنین خسارت‌هایی که آن‌ها به دلیل نبود کنترل مناسب علف‌های هرز متحمل می‌شوند، نشانگر اهمیت موضوع آللوپاتی در گیاهان است. در کشاورزی یک سری روش‌های فیزیکی و زیستی برای کنترل علف‌های هرز وجود دارد که می‌توانند ضمن کاهش وابستگی کشاورزان به علف‌کش‌ها، زمینه بهبود شرایط زیست محیطی و کسب سود مناسب در تولید را نیز فراهم کنند. یکی از مهمترین این گزینه‌ها، استفاده از گیاهان آللوپات می‌باشد. در واقع، آللوپاتی

یک روش نوین در کنترل علف‌های هرز است. برخی از گیاهان زراعی، قابلیت تولید و نشر آللوکمیکال‌ها را به محیط اطرافشان برای کنترل رشد علف‌های هرز دارند. بنابراین آللوپاتی پتانسیل مدیریت علف‌های هرز را دارد و لذا از آن می‌توان به عنوان وسیله‌ای برای کنترل زیستی علف‌های هرز استفاده کرد. بکارگیری واریته‌هایی از گیاهان زراعی با قابلیت آللوپاتی بالا علیه علف‌های هرز و کاشت گیاهان پوششی خفه‌کننده یا دارای خواص آللوپاتیک، استفاده از تناوب‌های زراعی متنوع طولانی مدت با گیاهان آللوپات، از راهکارهای موثر کاربرد آللوپاتی در کنترل زیستی علف‌های هرز است. کنترل بیولوژیکی علف‌های هرز با استفاده از خواص آللوپاتی گیاهان می‌تواند در اکوسیستم‌های مختلف کشاورزی انجام شود. مشخص شده که بسیاری از محصولات کشاورزی، اثرات آللوپات بر علیه علف‌های هرز و یا سایر محصولات زراعی دارند بنابراین شناخت آللوشیمیایی‌ها و مکانیسم‌هایی که گیاهان اثرات آللوپاتیک خود را اعمال می‌نمایند در کشاورزی پایدار و دوستدار طبیعت بسیار حائز اهمیت است.

تشکر و قدردانی

از داوران محترم به خاطر ارائه نظرهای ساختاری و علمی سپاسگزاری می‌شود.

References

- Abdollahi, F., Amiri, H., Niknam, V., Ghanati, F. and Mahdigholi, K. (2019). Effects of static magnetic fields on the antioxidant system of almond seeds. *Russian Journal Plant Physiology*. 66:299-307.
- Abdollahi, F., Amiri, H., Niknam, V., Ghanati, F., Mahdigholi, K., (2019). Effects of static magnetic fields on seed germination and metabolism in two species of almond. *Journal Plant Process and Function* 8: 115-124.
- Akemo, M.C., Regnier, E.E. and Bennett, M.A. (2000). Weed suppression in spring-sown rye (*Secale cereale*)–Pea (*Pisum sativum*) cover crop mixes 1. *Weed Technology* 14:545–549. [https://doi.org/10.1614/0890-037x\(2000\)014\[0545:wsissr\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1614/0890-037x(2000)014[0545:wsissr]2.0.co;2).
- Amiri, H. (2011). The in vitro antioxidative properties of the essential oils and methanol extracts of *Satureja macrosiphonia* Bornm. *Natural Product Research*. 25(3): 232-243.

- Amiri, H. (2011). Essential Oils Composition and Antioxidant Properties of Three Thymus Species. Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine. ID 728065. doi.org/10.1155/2012/728065.
- Amiri, H., Dehshiri, M.M., Alizadeh Bazgir M., Amiri, J. and Esmaili, A. (2008). Essential oil composition and secretory structures of *Bunium rectangulum* Boiss. & Hausskn. . Jorنال Plant Environmental Physiology. 7(28): 19-26.
- Araújo, C.A., Sant, C. and Morgado, A. (2021). Asteraceae family: a review of its allelopathic potential and the case of *Acmella oleracea* and *Sphagneticola trilobata*. Rodriguésia. https://doi.org/10.1590/2175-7860202172137.
- Bachheti, A., Sharma, A. and Bachheti R.K. (2020). Plant allelochemicals and their various applications. In: Mérillon JM, Ramawat K (eds) Co-evolution of secondary metabolites. Springer, Switzerland, pp 441–465. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_14.
- Bajwa, A.A. (2014). Sustainable weed management in conservation agriculture. Crop Protection 65:105–113. https://doi.org/10.1016/j.cropro.2014.07.014.
- Banakar, M.H., Amiri, H., Ranjbar, G.H. and Sarafraz Ardakani M.R. (2022). Evaluation and determination of the salt tolerance threshold of some fenugreek (*Trigonella foenum-graecum*) ecotypes at seedling emergence stage. Iran. Journal of Seed Research. 8(2): 51-67.
- Barrosde Morais C.S., Silva DosSantos, L.A. and Vieira Rossetto C.A. (2014). Oilradish development agronomic affected by sunflower plant s reduces. Bioscience Journal. 30, 117–128.
- Batish, D.R., Kaur, S., Singh, H.P. and Kohli, R.K. (2009). Role of rootmediated interactions in phytotoxic interference of *Ageratum conyzoides* with rice (*Oryza sativa*). Flora. 204:388–395. https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.05.003.
- Bogatek, R., Oracz, K., Gniazdowska, A. (2005). Ethylene and ABA production in germinating seeds during allelopathy stress. In: Proc 4th World Congr Allelopath Wagga Wagga, New South Wales, Australia, pp 292–296.
- Borrelli, G.M. and Trono, D. (2016). Molecular approaches to genetically improve the accumulation of health-promoting secondary metabolites in staple crops-a case study: The lipoxygenase-b1 genes and regulation of the carotenoid content in pasta products. International Journal Molecular Science. 17(7):1177. https://doi.org/10.3390/ijms17071177.
- Calera, M.R., Anaya, A.L. and Gavilanes Ruiz, M. (1995). Effect of phytotoxic resin glycoside on activity of H⁺-ATPase from plasma membrane. Journal Chemical Ecology. 21:289–297. https://doi.org/10.1007/BF02036718.
- Cheng, F. and Cheng, Z. (2015). Research progress on the use of plant allelopathy in agriculture and the physiological and ecological mechanisms of allelopathy. Frontier in Plant Science. 6:1020. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01020.
- Chou, C.H. (1999). Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture. CRC Crit Rev Plant Sci 18:609636. https://doi.org/10.1080/07352689991309414.
- Corso, M., Perreau, F. and Rajjou, L. (2021). Specialized metabolites in seeds. Advances in Botanical Research. 98:35–70. https://doi.org/10.1016/bs.abr.2020.11.001.
- Dayan, F.E., Howell, J. and Marais, J.P. (2011). Manuka oil, a natural herbicide with preemergence activity. Weed Science 59:464–469. https://doi.org/10.1614/ws-d-11-00043.1.
- De Bertoldi, C., De Leo, M., Braca, A. and Ercoli, L. (2009). Bioassayguided isolation of allelochemicals from *Avena sativa* L.: Allelopathic potential of flavone C-glycosides. Chemoecology 19:169–176. https://doi.org/10.1007/s00049-009-0019-5.
- Doblinski, P.M.F., Ferrarese, M.D.L.L. and Huber, D.A. (2003). Peroxidase and lipid peroxidation of soybean roots in response to p-coumaric and p-hydroxybenzoic acids. Brazilian Archives of Biology and Technology .46:193–198. https://doi.org/10.1590/S1516-89132003000300000009.
- Doosti, B., Drikvand, R. and Amiri, H. (2008). Evaluation of lead resistance of *rhus coriaria* L. on germination and seedling stages in two different habitats Journal of Plant Environmental Physiology. 7(28): 27-38.

- Duke, S.O. (2010). Allelopathy: current status of research and future of the discipline: a Commentary. *Allelopathy J* 25:17–30.
- Einhellig, F.A. (1995). "Allelopathy-current status and future goals," in *Allelopathy: Organisms, Processes, and Applications*, eds A. Inderjit, K.M.M. Dakshini, and F.A. Einhellig (Washington, DC: American Chemical Society Press), 1–24.
- Galán Pérez, J.A., Gámiz, B. and Celis, R. (2022). Soil modification with organic amendments and organoclays: effects on sorption, degradation, and bioactivity of the allelochemical scopoletin. *Journal of Environmental Management* 302:114102. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.114102>.
- Gawronska, H. and Golisz, A. (2006). Allelopathy and biotic stresses. In: Reigosa, M.J., Pedrol, N., González, L. (eds) *Allelopathy: a physiological process with ecological implications*. Springer, Dordrecht Holland, pp 211–227. <https://doi.org/10.1007/1-4020-4280-9>.
- Głąb, L., Sowiński, J., Bough, R. and Dayan, F.E. (2017). Allelopathic potential of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) in weed control: a comprehensive review. In: Sparks DL (ed) *Advances in*.
- Gniazdowska, A., Oracz, K. and Bogatek, R. (2004). Allelopatia— nowe interpretacje oddziaływań pomiędzy roślinami. *Kosm - Probl Nauk Biol* 2:207–217.
- Haig, T. (2008). Allelochemicals in plants. In: Zeng, R.S., Mallik, A.U., Luo, S.M. (eds) *Allelopathy in sustainable agriculture and forestry*. Springer, New York, pp 63–104. https://doi.org/10.1007/978-0-387-77337-7_4.
- Hernandez Tenorio, F., Miranda, A.M. and Rodríguez, C.A. (2022). Potential strategies in the biopesticide formulations: a bibliometric analysis. *Agronomy* 12:2665. <https://doi.org/10.3390/agronomy12112665>.
- Hoang Anh, L., Van Quan, N., Tuan Nghia, L. and Dang Xuan, T. (2021). Phenolic allelochemicals: achievements, limitations, and prospective approaches in weed management. *Weed Biology and Management*. 21:37–67. <https://doi.org/10.1111/wbm.12230>.
- Hosseinzadeh, Hosseinzadeh, S.R., Amiri, H. and Ismaili, A. (2016). Interaction effects of vermicompost extract and drought stress on germination indices of chickpea (*Cicer arietinum* L. cv. Pirouz). *Iran Journal Seed Science Research*. 3(1): 75-86.
- Hussain, M.I., Araniti, F. and Schulz, M. (2022). Benzoxazinoids in wheat allelopathy from discovery to application for sustainable weed management. *Environmental and Experimental Botany*. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104997>.
- Inderjit Keating, K.I. (1999). Allelopathy: principles, procedures, processes, and promises for biological control. *Advances in Agronomy*. 67:141–231. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60515-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60515-5).
- Jabran, K., Mahajan, G., Sardana, V. and Chauhan, B.S. (2015). Allelopathy for weed control in agricultural systems. *Crop Protection*. 72:57–65. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.03.004>.
- Kassam, A., Friedrich, T. and Derpsch, R. (2019). Global spread of conservation agriculture. *International Journal of Environmental Studies*. 76:29–51. <https://doi.org/10.1080/00207233.2018.1494927>.
- Kato Noguchi, H. (2009). Stress-induced allelopathic activity and momilactone B in rice. *Plant Growth Regulation*. 59:153–158. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9398-4>.
- Kumar, S., Abedin, M. and Singh, A.K. (2020). Role of phenolic compounds in plant defensive mechanisms. In: Lone R, Shuab R, Kamili AN (eds) *Plant phenolics in sustainable agriculture*. Springer, Singapore, pp 517–532. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4890-1_22.
- Lambers, H., Chapin, F.S.III. and Pons, T.L. (1998). *Plant physiological ecology*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Latif, S., Chiapusio, G. and Weston, L.A. (2017). Allelopathy and the role of allelochemicals in plant defence. In: Becard G (ed) *Advances in botanical research*, vol 82. Academic Press, Cambridge, pp 19–54. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2016.12.001>.

- Lengai, G.M.W. and Muthomi, J.W. (2018). Biopesticides and their role in sustainable agricultural production. *Journal of biosciences and medicines*. 06:7–41. <https://doi.org/10.4236/jbm.2018.66002>.
- Li, Z.R., Amist, N. and Bai, L.Y. (2019). Allelopathy in sustainable weeds management. *Allelopathy Journal*. 48:109–138. <https://doi.org/10.26651/allelo.j/2019-48-2-1249>.
- Lin, W.X., He, H.Q., Guo, Y.C., Liang, Y.Y. and Chen, F.Y. (2001). Rice allelopathy and its physiobiochemical characteristics. *Chinese Journal of Applied Ecology*. 12,871–875.
- Lykogianni, M., Bempelou, E., Karamaouna, F. and Aliferis, K.A. (2021). Do pesticides promote or hinder sustainability in agriculture? The challenge of sustainable use of pesticides in modern agriculture. *Science of The Total Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148625>.
- Macías, F.A., Mejías, F.J.R. and Molinillo, J.M.G. (2019). Recent advances in allelopathy for weed control: from knowledge to applications. *Pest Management Science*. 75:2413–2436. <https://doi.org/10.1002/ps.5355>.
- Mamolos, A.P. (2008). Significance of allelopathy in crop rotation. *J Crop Prod*. https://doi.org/10.1300/J144v04n02_06.
- Maqbool, N. and Abdul, W. (2013). Allelopathy and abiotic stress interaction in crop plants. In: Cheema, Z., Farooq, M., Wahid, A. (eds) *Allelopathy: current trends and future applications*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 451–468. https://doi.org/10.1007/978-3-642-30595-5_19.
- Mehdizadeh, M., Mushtaq, W. (2019). Biological control of weeds by allelopathic compounds from different plants: a bioherbicide approach. In: Egbuna C, Sawicka B (eds) *Natural remedies for pest*.
- Misra, B.B., Das, V. and Landi, M. (2020). Short-term effects of the allelochemical umbelliferone on *Triticum durum* L. metabolism through GC–MS based untargeted metabolomics. *Plant Science*. 298:110548. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(20\)30548-8](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(20)30548-8).
- Möhring, N. and Finger, R. (2022). Pesticide-free but not organic: Adoption of a large-scale wheat production standard in Switzerland. *Food Policy*. 106:102188. <https://doi.org/10.1016/J.FOODPOL.2021.102188>.
- Mohsenzadeh, F., Chehregani, A. and Amiri, H. (2011). Chemical composition, antibacterial activity and cytotoxicity of essential oils of *Tanacetum parthenium* in different developmental stages. *Pharmaceutical Biology*. 49 (9), 920-926.
- Motmainna, M., Shukor, B.A. and Md Kamal Uddin, J. (2021). Assessment of allelopathic compounds to develop new natural herbicides: a review. *Allelopathy Journal*. 52:21–40. <https://doi.org/10.26651/allelo.j/2021-52-1-1305>.
- Muscolo, A., Panuccio, M.R. and Sidari, M. (2001). The effect of phenols on respiratory enzymes in seed germination. Respiratory enzyme activities during germination of *Pinus laricio* seeds treated with phenols extracted from different forest soils. *Plant Growth Regulation*. 35:31–35. <https://doi.org/10.1023/A:1013897321852>.
- Mushtaq, W., Siddiqui, M.B. and Hakeem, K.R. (2020). Allelopathy potential for green agriculture. Springer Nature, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-40807-7>.
- Mwendwa, J.M., Weston, P.A. and Weidenhamer, J.D. (2021). Metabolic profiling of benzoxazinoids in the roots and rhizosphere of commercial winter wheat genotypes. *Plant and Soil* 466:467–489. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04996-9>.
- Nair, G., Raja, S.S.S. and Vijayakumar, R. (2022). Secondary metabolites- an overview. In: Vijayakumar, R., Raja, S. (eds) *Secondary metabolites—trends and reviews applied*. IntechOpen, London, p 8. <https://doi.org/10.5772/intechopen.98129>.
- Nornasuha, Y. and Ismail, B.S. (2017). Sustainable weed management using allelopathic approach. *Malaysian Applied Biology*. 46:1–10.
- OECD/FAO. (2022). *OECD-FAO Agricultural Outlook 2022–2031*. OECD. Accessed 15 December 2022.

- Parthasarathy, A., Borrego, E.J. and Savka, M.A. (2021). Amino acid-derived defense metabolites from plants: a potential source to facilitate novel antimicrobial development. *Journal of Biological Chemistry*. 296:100438. <https://doi.org/10.1016/j.jbc.2021.100438>.
- Peñuelas, J., Ribas Carbo, M. and Giles, L. (1996). Effects of allelochemicals on plant respiration and oxygen isotope fractionation by the alternative oxidase. *Journal of Chemical Ecology*. 22:801–805. <https://doi.org/10.1007/BF02033587>.
- Reiss, A., Fomsgaard, I.S., Mathiassen, S.K., Kudsk, P. (2018). Weed suppressive traits of winter cereals: allelopathy and competition. *Biochemical Systematics and Ecology*. 76:35–41. <https://doi.org/10.1016/J.BSE.2017.12.001>.
- Rice, E. (1984). Allelopathy. Elsevier, Academic Press, Orlando, Florida, p 400.
- Sakhaee, M., Asareh, M.H., Shariat, A. and BakhshiKhaniki, G.H.R. (2010). The study of allelopathic effect of *Eucalyptus camaldulensis* on germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Environmental Physiology*. 16(4): 58-68.
- Sathishkumar, A., Srinivasan, G., Subramanian, E. and Rajesh, P. (2020). Role of allelopathy in weed management: a review. *Agricultural Reviews*. 41:380–386. <https://doi.org/10.18805/ag.r-2031>.
- Scavo, A. and Mauromicale, G. (2021). Crop allelopathy for sustainable weed management in agroecosystems: knowing the present with a view to the future. *Agronomy* 11:2104. <https://doi.org/10.3390/agronomy1112104>.
- Schandry, N. and Becker, C. (2020). Allelopathic plants: models for studying plant–interkingdom interactions. *Trends Plant Sci* 25:176–185. <https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2019.11.004>.
- Soltys, D., Krasuska, U., Bogatek, R. and Gniazdowska, A. (2013). Allelochemicals as bioherbicides present and perspectives. In: Price A, Kelton J (eds) *Herbicides—current research and case studies in use*. InTech, London, pp 517–542. <https://doi.org/10.5772/56185>.
- Šunjka, D. and Mechora, Š. (2022). An alternative source of biopesticides and improvement in their formulation—recent advances. *Plants* 11:1–13. <https://doi.org/10.3390/plants11223172>.
- Yoneyama, K. and Natsume, M. (2010). Allelochemicals for plant—plant and plant—microbe interactions. *Compr Nat Prod II Chem Biol* 4:539–561. <https://doi.org/10.1016/b978-008045382-8.00105-2>.
- Zhao, M., Cheng, J. and Guo, B. (2018). Momilactone and related diterpenoids as potential agricultural chemicals. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 66:7859–7872. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.8b02602>.