

***ALELOPATIA EM ECOSSISTEMA DE
PASTAGEM CULTIVADA***

ISSN 0101-2835

Documentos Nº 109

Agosto, 1998

***ALELOPATIA EM ECOSSISTEMA
DE PASTAGEM CULTIVADA***

*Antonio Pedro da Silva Souza Filho
Sérgio de Mello Alves*

Embrapa

Embrapa – CPATU. Documentos, 109
Exemplares desta publicação podem ser solicitados à:
Embrapa Amazônia Oriental
Trav. Dr. Enéas Pinheiro, s/n
Telefones: (091) 246-6653, 246-6333
Telex: (91) 1210
Fax: (091) 226-9845
e-mail: cpatu@cpatu.embrapa.br
Caixa Postal, 48
66095-100 – Belém, PA
Tiragem: 300 exemplares

Comitê de Publicações

Antonio R. C. Baena – Presidente
Ari Pinheiro Camarão
Ismael de Jesus Matos Viégas
Jorge Alberto Gazel Yared
Maria de Lourdes Reis Duarte

Maria de N. M. dos Santos – Secretária Executiva
Moacyr Bernardino Dias Filho – Vice-Presidente
Raimundo Nonato Brabo Alves
Raimunda Fátima Ribeiro de Nazaré
Sônia Helena Monteiro dos Santos

Revisores Técnicos

Alberdan Silva Santos – UFPa
Lourivaldo da Silva Santos – UFPa
Mara Silva Arruda – UFPa
Moacyr Bernardino Dias Filho – Embrapa-CPATU

Expediente

Coordenação Editorial: Antonio Ronaldo Camacho Baena
Normalização: Célia Maria Lopes Pereira
Revisão Gramatical: Maria de Nazaré Magalhães dos Santos
Composição: Euclides Pereira dos Santos Filho

SOUZA FILHO, A.P. da S.; ALVES, S. de M. Alelopatia em ecossistema de pastagem cultivada. Belém: Embrapa-CPATU, 1998. 72p. (Embrapa-CPATU. Documentos, 109).

1. Alelopatia. 2. Pastagem cultivada – Ecossistema. 3. Resposta da planta. I. Alves, S. de M., colab. II. Embrapa. Centro de Pesquisa Agroflorestal da Amazônia Oriental (Belém, PA). III. Título. IV. Série.

CDD: 577.83

APRESENTAÇÃO

Desde há muito é conhecido o fato de que algumas plantas exercem efeitos, positivos ou negativos, sobre o desenvolvimento de outras, através da produção e disseminação de compostos químicos no solo. Esse fenômeno, chamado de alelopatia, tem grandes implicações de ordem prática na agricultura. Deve ser levado em conta quando se pretende estabelecer pastagens consorciadas de gramíneas e leguminosas forrageiras, ou em associação com árvores, em sistemas silvipastoris, considerando-se o potencial alelopático entre algumas dessas plantas. Por outro lado, oferece a possibilidade futura de se poder controlar certas plantas, com grandes impactos positivos na qualidade do meio ambiente, já que, nesse caso, se reduziria o uso de agrotóxicos.

Este trabalho de revisão é uma contribuição importante para o entendimento dos efeitos da alelopatia em pastagens cultivadas, uma vez que sintetiza informações e resultados de experiências de diversos autores, principalmente para estudantes de agronomia e técnicos envolvidos com o estabelecimento e manejo de pastagens.

MIGUEL SIMÃO NETO
Supervisor da APA

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	7
HISTÓRICO	8
FONTES DE SUBSTÂNCIAS ALELOPÁTICAS	11
NATUREZA DAS SUBSTÂNCIAS ALELOPÁTICAS	13
FUNÇÃO NAS PLANTAS	18
SÍNTESE DE SUBSTÂNCIAS ALELOPÁTICAS	19
FATORES QUE AFETAM A SÍNTESE DE SUBSTÂNCIAS ALELOPÁTICAS	21
LIBERAÇÃO PARA O MEIO AMBIENTE	25
MECANISMO DE TRANSPORTE NO MEIO AMBIENTE	27
MECANISMO DE AÇÃO DOS ALELOQUÍMICOS	30
FATORES QUE INTERFEREM NA AÇÃO DOS ALELOQUÍMICOS	34
PROVAS DA EXISTÊNCIA DE ALELOPATIA	35
INTERAÇÃO ALELOPÁTICA EM ECOSISTEMAS DE PASTAGENS	38
ALELOPATIA E SUAS PERSPECTIVAS FUTURAS	49
ANEXOS	53
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60

ALELOPATIA EM ECOSSISTEMA DE PASTAGEM CULTIVADA

Antonio Pedro da Silva Souza Filho¹
Sérgio de Mello Alves²

INTRODUÇÃO

A instabilidade nos diferentes componentes de um ecossistema de pastagem cultivada, notadamente em condições de pastagem consorciada, tem sido atribuída a um número variado de fatores, que vão desde a competição por elementos essenciais à sobrevivência de cada componente (como a água, luz, nutrientes e outros) às dificuldades de se manejar grupos de plantas fisiologicamente diferentes entre si, como é o caso das gramíneas e leguminosas.

Tem sido postulado, no entanto, por alguns estudiosos, que uma planta pode, direta ou indiretamente, interferir no desempenho de outras plantas em sua vizinhança, através da produção de compostos químicos que são liberados para o meio ambiente, fenômeno que Molish, em 1937, chamou de alelopatia. Por definição, o termo, em si, engloba tanto os efeitos detrimenais como os estimulatórios, e tem em conta a participação dos microorganismos do solo (Rice, 1984).

Nas últimas três décadas, têm sido publicado vários trabalhos mostrando que a alelopatia é um fator que pode estar envolvido nos insucessos verificados nas tentativas de se estabelecer pastagens consorciadas de gramíneas e leguminosas forrageiras. Além disso, a alelopatia pode ser um dos mecanismos pelos quais as plantas produzem alterações no padrão e na densidade das espécies. Esse aspecto parece ser de grande importância para os casos de infestação das pastagens por plantas daninhas.

¹Eng. Agr., Dr., Embrapa Amazônia Oriental, Caixa Postal 48, CEP 66017-970. Belém, Pará.

²Químico Industrial, M.Sc., Embrapa Amazônia Oriental.

Considerando esses pontos, a alelopatia assume aspecto importante sob o ponto de vista de manejo de pastagem, pois possibilita não só a identificação de espécies de forrageiras que podem exercer um certo nível de controle de determinadas espécies indesejáveis, como também o estabelecimento de gramíneas e leguminosas que não sejam fortemente alelopáticas entre si, e que, assim, possam compor pastagens mais equilibradas, com reflexos extremamente favoráveis na sua produtividade e longevidade (Wardle, 1987).

Por outro lado, a alelopatia poderá desempenhar um importante papel ecológico num futuro próximo, como fonte de novas substâncias químicas com possibilidades de uso na agricultura brasileira, à semelhança do que já ocorre em outros países como Japão, Alemanha e Estados Unidos.

Este trabalho tem por objetivo reunir informações básicas sobre o fenômeno alelopatia, englobando desde os aspectos relativos aos mecanismos de síntese de aleloquímicos até suas perspectivas de uso futuro, com ênfase à ocorrência de alelopatia em ecossistemas de pastagens cultivadas.

HISTÓRICO

*O conhecimento do fato de que uma planta pode interferir no desenvolvimento de outra, na verdade não é resultado de observações recentes. Theophrastus (300 anos a.C.) observou que o grão-de-bico não revigorava o solo como outras plantas, ao contrário, o exauria, e, ao mesmo tempo, destruía as plantas invasoras (Rice, 1984 e 1987). Lee & Monsi (1963) relatam a existência de um documento japonês de autoria de Banzan Kumazawa, escrito há cerca de 300 anos, no qual evidências de prováveis efeitos alelopáticos atribuídos às plantas de ***Pinus densifolia*** são relatados. Posteriormente, DeCandolle, em 1923, verificou que os pro-*

blemas de doenças nos solos, em áreas agrícolas, poderia ser devido ao exsudado das plantas cultivadas, e que a rotação de cultura poderia ajudar a aliviar o problema (Rice, 1984).

Schreiner e Red publicaram uma série de artigos entre 1907 e 1909 sobre compostos tóxicos produzidos por plantas que poderiam, posteriormente, ser extraídos do solo. McCalla et al. (1964), citado por Putnam & Tang (1986), publicaram vários artigos entre 1948 e 1965, os quais não apenas contribuíram consideravelmente a respeito do conhecimento de aleloquímicos liberados de resíduos de plantas mas, também, trazendo para foco a importância dos produtos microbianos produzidos por organismos que degradam aqueles resíduos.

O termo alelopatia foi cunhado por Molish, em 1937 (Rice, 1987), e tem sido entendido como todo efeito direto e indireto de uma planta sobre outra, incluindo a participação dos microorganismos, através da produção de substâncias químicas que escapam para o meio ambiente. O termo engloba tanto os efeitos deletérios como os estimulantes (Rice, 1974 e 1979a), e ocorre largamente em comunidades de plantas naturais e cultivadas. A consequência mais significativa da alelopatia é o controle e a modificação da população e o padrão da vegetação em comunidades de plantas (Rice 1974; Smith, 1989a).

*Substâncias químicas que impõem influência alelopática têm sido chamadas de aleloquímicos. Grummer (1955), citado por Putnam & Tang (1986), classificou os inibidores baseado na sua fonte de origem e no organismo afetado pela sua ação. Esses termos não têm sido largamente usados, talvez porque sejam tanto não descritíveis (exemplo a colina) quanto não específicos (exemplo antibiótico). Os termos **fitoinibidores** e **saproinibidores** têm sido sugerido como apropriado para descrever compostos de origem de plantas e de microorganismos, respectivamente, os quais inibem plantas superiores (Fuerst & Putnam, 1983).*

Müller (1966) propôs o termo **interferência** para classificar os diferentes tipos de alteração que se desenca-
deiam entre os diversos componentes de uma comunidade
vegetal. Mais recentemente, esse termo foi subdividido por
Szczepanski (1977) em três grupos: **alelospolia**; **alelopatia** e
alelomeadiação. **Alelospolia** ou competição foi definida como
sendo a interferência causada pelos diferentes componentes
do ecossistema ao retirarem do ambiente elementos como a
água, nutrientes e luz, baixando o seu teor a níveis que pre-
judiquem o desenvolvimento normal dos demais; **alelopatia**,
como a alteração provocada pela liberação de uma substância
química, elaborada por um ou mais dos componentes que
afetam determinados elementos da comunidade; e, **alelome-
diação** ou interferência indireta, como os efeitos que alteram
o ambiente físico ou biológico, com reflexos nos seres vivos.

O que difere alelopatia, de competição entre plan-
tas, é o fato de que na competição está envolvida a remoção
de um componente do meio ambiente necessário a ambas as
plantas (por exemplo luz, água, nutrientes, dentre outros),
enquanto que alelopatia diz respeito à adição de um elemento
ao meio. Embora teoricamente seja relativamente fácil distin-
guir alelopatia de competição, em condição de campo fica
consideravelmente complicado separar que parcela do efeito
nocivo de uma planta sobre a outra cabe à alelopatia ou à
competição. Até porque, alelopatia e competição ocorrem
simultaneamente entre os diferentes componentes da comu-
nidade de plantas, dificultando a separação dos efeitos pro-
duzidos.

Isso posto, parece evidente que a identificação de
potencialidades alelopáticas em agroecossistemas, tendo por
base apenas observações visuais, é praticamente impossível.
De outra forma, não se pode listar um determinado número
de características que, uma vez observadas na natureza, pos-
sibilite a afirmação, com um mínimo de segurança, de que a
alelopatia está envolvida nos efeitos constatados.

FONTES DE SUBSTÂNCIAS ALELOPÁTICAS

Embora mais de 10.000 produtos secundários das plantas tenham sido identificados como aleloquímicos, o total numérico de substâncias químicas desta natureza pode atingir a elevada cifra de 400.000 (Swain, 1977a; Bansal & Bhan, 1993; Durigan & Almeida, 1993). Alguns desses produtos, ou mesmo seus análogos, poderão fornecer novas e importantes fontes químicas para uso futuro.

Até o momento, mais de 4.500 terpenóides, 700 policetonas, 750 poliacetilenos, 500 fenilpropanóides, 1.200 flavonóides, 400 aminoácidos não - protéicos, 100 glucosinatos, 50 glucosídios cianogênicos, 100 aminas e mais de 400 alcalóides têm sido descritos por diferentes pesquisadores (Wink & Twardowski, 1992). Muitos desses compostos são usados pelo homem nas mais variadas formas como: farmacológicos, aromatizantes, corantes, estimulantes, alucinógenos, venenos, pesticidas ou como estrutura condutora para a síntese de outras substâncias orgânicas mais poderosas, e desta maneira, plantas aleloquímicas são freqüentemente importantes economicamente.

Teoricamente, todas as plantas são potencialmente capazes de sintetizar compostos aleloquímicos. Essa capacidade é menos prevalente nas plantas cultivadas e suas variedades comerciais. No entanto, essa característica era mais comum nos precursores selvagens das atuais plantas cultivadas, as quais se capacitaram para competir com outras plantas para garantir não só a formação de estandes puros, como, também, para defender-se de seus inimigos naturais (Bansal & Bhan, 1993).

Em ampla revisão, Rodrigues et al. (1993) mostram que todas as partes das plantas podem conter compostos alelopáticos. Em diferentes bioensaios, esses compostos foram encontrados nas folhas, nos caules, nas flores, nos rizomas, nas raízes, nos frutos e nas sementes de diferentes espécies de plantas. Para as gramíneas forrageiras, as evi-

dências apontam a parte aérea, seguido das raízes e sementes, em ordem decrescente, como as principais fontes de substâncias potencialmente alelopáticas (Souza Filho, 1995).

No entanto, esta seqüência nem sempre é a mesma para todas as plantas forrageiras. É o caso dos dados apresentados na Tabela 1, que mostram que para extratos aquosos preparados a partir de diferentes partes da *Leucaena leucocephala*, os extratos de sementes foram os que promoveram as reduções mais intensas sobre a germinação (%) e o alongamento da radícula de três espécies de *Brachiaria*, sendo seguido pelos extratos da parte aérea e das raízes. Conquanto o autor não tenha realizado a identificação do agente alelopático envolvido nas inibições, é provável que os efeitos observados estejam associados à mimosina. Evidências apontando as potencialidades alelopáticas da mimosina foram apresentadas por Kuo et al. (1982) e mais tarde por Tawata & Hongo (1987).

TABELA 1. Efeitos dos extratos aquosos da leucena sobre a germinação e alongamento da radícula de três gramíneas forrageiras. Dados apresentados na forma de percentual de redução em relação ao testemunha.

Parâmetro analisado	Espécie receptora	Parte da planta doadora		
		Semente	Parte aérea	Raiz
Germinação	<i>B. humidicola</i>	57,46*	24,51*	1,00 ^{ns}
	<i>B. decumbens</i>	85,80*	42,54*	13,89*
	<i>B. brizantha</i>	66,25*	41,59*	17,25*
	Redução média (%)	69,84	36,21	10,42
Alongamento da radícula	<i>B. humidicola</i>	48,53*	63,20*	36,45*
	<i>B. decumbens</i>	57,00*	34,59*	0,00 ^{ns}
	<i>B. brizantha</i>	41,23*	9,48 ^{ns}	2,59 ^{ns}
	Redução média (%)	48,92	35,76	13,01

*A comparação entre médias, dos dados originais, foi significativa pelo teste de Tukey, ao nível de 5%.

^{ns}Não significativo pelo teste de Tukey, ao nível de 5%.

Fonte: Souza Filho (1995), adaptado pelos autores.

Considerando que a mimosina é um aminoácido não-protéico, é possível que quando efeitos potencialmente alelopáticos estiverem relacionados a compostos dessa natureza, muito provavelmente a principal fonte da substância estará nas sementes. Friedman & Waller (1983) mostram que as sementes contêm alta concentração de aminoácidos não-protéicos.

Em um outro exemplo, onde a principal fonte de substância alelopática não está concentrada na parte aérea, Rao (1990) mostra que os flavonóides estão usualmente presentes em maiores quantidades nas raízes do que no colmo. Segundo ainda este autor, a concentração individual dos iso-flavonóides pode variar de 1 nmol a 7,5 nmol/g de peso fresco em raízes de diferentes plantas.

Por outro lado, a distribuição de um determinado aleloquímico não parece ser uniforme dentro de uma determinada parte da planta. Corcera et al. (1992) estudaram a distribuição dos ácidos hidroxâmicos e do gramina em folhas de trigo e cevada, e observaram que em cevada, foi encontrado gramina, preferencialmente, nas células do mesófilo e na epiderme, e estava ausente nos feixes vasculares. Já os ácidos hidroxâmicos estavam presentes nos feixes vasculares e nas células do mesófilo das folhas de trigo. Nenhum ácido hidroxâmico foi encontrado na epiderme ou nos exsudados do xilema.

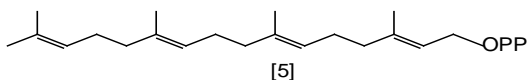
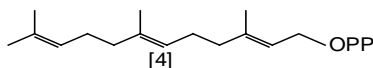
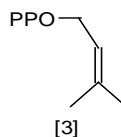
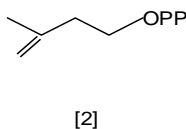
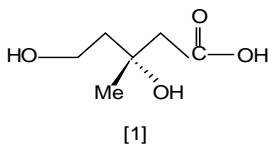
NATUREZA DAS SUBSTÂNCIAS ALELOPÁTICAS

O conhecimento da natureza química dos compostos alelopáticos é fundamental para um perfeito entendimento do fenômeno alelopatia. Neste sentido, os pesquisadores empenhados nos estudos das substâncias aleloquímicas têm procurado isolar e identificar suas estruturas químicas.

Várias substâncias químicas implicadas em alelopatia têm sido discutidas em detalhes por autores como Rice (1974, 1979b, 1984) e Putnam & Tang (1986). Muitas dessas substâncias são metabólitos secundários e são formadas a partir do metabolismo primário. Whittaker & Fenny

(1971) classificam esses produtos secundários em cinco categorias principais: terpenóides, esteróides, alcalóides, acetogeninas e fenilpropanóides. Rice (1984) estabelece uma classificação mais ampla desses compostos, envolvendo as seguintes categorias: ácidos orgânicos solúveis em água, álcool de cadeia linear, aldeídos e cetonas; lactonas insaturadas simples; ácidos graxos de cadeia longa; quinonas; fenóis simples, ácidos benzóicos e derivados; ácidos cinâmicos e derivados; flavonóides; taninos; terpenóides e esteróides; aminoácidos e polipeptídeos; alcalóides e cianoidrinas; glicosídeos; purinas e nucleotídeos.

Isoprenóides ou terpenóides são substâncias químicas formadas a partir da biossíntese de plantas ou microorganismos, via rota do mevalonato [1], que é o intermediário chave na formação dos isoprenos biológicos, substâncias com cinco unidades de carbono, que são (IPP) isopentenilpirofosfato [2] e o (DMAPP) dimetilalilpirofosfato [3]. A condensação cabeça-cauda de sucessivas unidades de IPP e DMAPP produz o esqueleto de monoterpénóides (C_{10}), sesquiterpenóides (C_{15}) e diterpenóides (C_{20}). Os triterpenóides (C_{30}) e os tetraterpenóides (C_{40}) são produzidos por condensação não usual cabeça-cauda de, respectivamente, duas unidades de farnesilpirofosfato [4] e de duas unidades de geranylgeranylpirofosfato [5].



Atualmente mais de algumas centenas de monoterpenos são conhecidas. São substâncias contendo dez unidades de carbono nas suas estruturas, apresentando esqueletos acíclico, monocíclico e bicíclico, os quais são biossinteticamente formados a partir de duas unidades de isoprenos (Fischer, 1986).

A variedade de estrutura entre os sesquiterpenos, os quais contêm três unidades isoprênicas, é consideravelmente maior que na série dos monoterpenos. Esse aumento de carbono no esqueleto é expresso num aumento no número de substâncias conhecidas. Entre os sesquiterpenos, somente lactonas, acima de 2.000 compostos são conhecidos (Fischer, 1986). Algumas dessas têm sido apresentadas como possuidoras das seguintes propriedades biológicas: produzem alergia e dermatites em humanos; têm propriedades venenosas para animais domésticos; são inibitórios para a alimentação de insetos e para o crescimento microbiano, ainda são inibitórios do crescimento de plantas e possuem propriedades antibióticas (Lotina-Hennsen et al. 1992).

Devido à relativa característica não-polar e ao baixo ponto de ebulição dos monoterpenos, o grupo tem sido classificado como volátil. Também possuem baixa solubilidade em água, em comparação aos outros produtos naturais orgânicos mais polares.

A solubilidade em água entre os monoterpenos varia consideravelmente desde < 10 ppm até a 6990 ppm. Os monoterpenos não-oxigenados têm baixa solubilidade, todos inferiores a 35 ppm, porém os monoterpenos oxigenados tais como aldeídos, cetonas, álcoois e éter têm solubilidade 10-100 vezes maior do que os não-oxigenados com similar esqueleto (Tabela 2).

Os monoterpenos oxigenados exibem ampla solubilidade em água inesperadamente comparável aos compostos alelopáticos fenólicos, juglona e ácidos orgânicos (52 ppm), ácido ferúlico (174 ppm) e ácido hidroxâmico (3490 ppm) (Fischer et al. 1994).

TABELA 2. Solubilidade de monoterpenos em água.

Nome do composto	Solubilidade em água (ppm)
[(1S)-endo] - (-) –Borneol	274
Acetato de Bornila	23
Calamitona	972
Desacetil de Calamitona	1005
Canfeno	23
(1S) -(-) – Cânfora	550
(1R) - (+) – Cânfora	531
(-) – Carveol	1115
(S) -(+) – Carvona	596
1,8 - Cineol	332
p- Cimeno	15
(S) - (+)- Diidrocarveol	727
(S)-(+)- Diidrocarvona	461
(+)-Evadona	409
Geraniol	404
Acetato de Geranila	18
Limoneno	13
Acetato de Linalila	< 10
Mentol	183
Mentona	155
Mirceno	< 10
(1R)-(-) Mirtenal	305
(1R)-(-) Mirtenol	1010
Nerol	332
α - Pineno	22
β - Pineno	32
(1R)-(+)- Pulegona	385
(+) – Sabineno	< 10
β - Terpineno	14
4-Terpineol	1360
(1S)- (-) – Verbenona	6990

Fonte: Fischer et al. (1994).

Os efeitos fitotóxicos dos monoterpenos variam tanto quanto sua solubilidade em água, embora em muitos casos, a atividade dos compostos esteja abaixo do nível de solubilidade (Fischer et al. 1994). Esses dados mostram que generalizações a cerca das atividades biológicas e funções ecológicas dos monoterpenos, baseadas nas diferenças na solubilidade em água, necessitam ser reavaliadas.

Os alcalóides encontrados primariamente nas plantas superiores estão agrupados devido conterem nitrogênio básico (freqüentemente um anel heterocíclico) e não porque compartilham a mesma origem metabólica. Contudo, a origem dos alcalóides de relativamente poucos aminoácidos, permite sua classificação em três grandes grupos (Hendrickson, 1965), sendo o primeiro, o dos alcalóides simples, que são aqueles derivados dos aminoácidos alifáticos lisina e ornitina, tais como os alcalóides piperidínicos e pirrolidínicos (ex. higrina), como também os alcalóides tropano, tais como as tropina e cocaína (Hendricksen, 1965).

O segundo grande grupo dos alcalóides é derivado da fenilalalina e da tirosina. A condensação de uma amina e uma molécula de aldeído, derivados desses aminoácidos, leva ao alcalóide benzil-isoquinolina, tais como laudanosina, pava-verina, berberina, morfina e tubocurarina - maior veneno (curare) da América do Sul (Hendricksen, 1965).

Os alcalóides, do último dos principais grupos, são derivados do triptofano, o núcleo indol do qual pode ser detectado em representatividade como psilocibina e bufotenina, reserpina, estriquinina e yohimbina.

Os flavonóides têm um esqueleto básico $C_6 - C_3 - C_6$, no qual um dos anéis aromáticos (A) é de origem policetí-dica e a unidade C_6-C_3 restante tem origem no chiquímato (Neish, 1964). São substâncias bastante comuns nas plantas superiores e poucos têm sido implicados em alelopatia. Numerosos flavonóides e seus glicosídios são produzidos por espécies de gramíneas nativas e são inibitórios para a germinação de sementes e para bactérias nitrificantes (Rice, 1987).

Os fenilpropanóides têm origem na fenilalanina e seus congêneres, eles mesmos derivados de carboidratos simples, via ácido chiquímico (Birch, 1963). A desaminação da fenilalanina e tirosina, por exemplo, leva aos ácidos cinâmicos e p-coumáricos, respectivamente (Harbone, 1967). A rota biossintética do ácido chiquímico também dá origem a uma larga variedade de fenóis simples como o ácido gálico (Bullock, 1965). Os fenilpropanóides mais voláteis são responsáveis pelo odor e sabor para muitas forrageiras e espécies tais como os cravos (Robinson, 1967).

As acetogeninas compreendem mais de 1000 compostos, inicialmente formados pela condensação de unidades acetil (iniciadores) e malonil (continuador), formando cadeias lineares de policetídeos, onde os grupos carbomil e metileno são alternados. A biossíntese das gorduras é similar, porém os grupos carbonil são reduzidos a grupo metileno, formando longas cadeias carbônicas saturadas (Hendricksen, 1965).

FUNÇÃO NAS PLANTAS

Por mais de 100 anos, os biólogos e químicos tentam responder a questão por que as plantas investem tanta energia e cuidados na formação desses produtos secundários. Algumas vezes acreditou-se que esses compostos eram produtos perdidos ou substâncias inúteis. Porém, mais recentemente, reconhece-se que esses metabólicos secundários desempenham importante papel na ecologia de plantas e são cruciais para a sua sobrevivência e aptidão (Harborne, 1986; Wink, 1988). As principais funções parecem estar relacionadas à defesa contra microorganismos (vírus, bactérias e fungos), animais fitófagos (nematóides, insetos, moluscos e vertebrados) e contra a competição por plantas (Waller, 1989; Wink & Twardowski, 1992).

Os produtos secundários das plantas são biossintetizados em várias organelas celulares, porém são estocados em estruturas secretoras especializadas - como ductos, va-

cúolos, parede celular, superfícies cerosas - como forma de proteger os processos metabólicos da planta de seus efeitos tóxicos. Essas estruturas estão geralmente localizadas em áreas onde poderiam, provavelmente, ser efetivas na defesa de vários órgãos, por exemplo, superfície das folhas, frutos, próximo da epiderme, colmos primários, etc. (Gershenzon & Croteau, 1991; Gershenzon, 1993).

Em princípio, o papel protetor dessas substâncias químicas contra o ataque ou invasão por microorganismos causadores de doenças, insetos ou outras plantas, depende mais de sua particular concentração em um dado lugar do que de sua especificidade química (Putnam & Duke, 1978).

Corcera et al. (1992) mostram que quando ácidos hidroxâmicos ou gramina são adicionados em folhas de cevada e trigo, respectivamente, a taxa de crescimento populacional de afídios sobre essas folhas também decrescem. Segundo ainda esses autores, este efeito está associado à presença dos compostos nos tecidos onde os afídeos normalmente se alimentam e que a concentração dos compostos nesses tecidos é suficiente para causar efeitos sobre os afídios.

SÍNTESE DE SUBSTÂNCIAS ALELOPÁTICAS

As plantas produzem e estocam um grande número de produtos do metabolismo secundário, os quais são posteriormente liberados para o meio ambiente. No entanto, não se conhece com exatidão como esses produtos são formados na célula. Alguns autores são de opinião de que se trata de simples resíduo do metabolismo celular, que seria armazenado nos vacúolos, a fim de evitar a sua autotoxicidade (Putnam & Duke, 1978). Entretanto, Barz & Horsel (1975) ressaltam que esses compostos secundários são continuamente sintetizados e degradados na célula com finalidade específica, e que sua síntese obedece a certos preceitos genéticos.

Especificamente para espécies de plantas forrageiras, Wardle (1987) sugere que as plantas de pastagens são provavelmente alelopáticas apenas em certos estádios de seu ciclo de vida.

A Fig. 1 sumariza as principais rotas biossintéticas de substâncias alelopáticas. Como pode-se observar, os aleloquímicos têm suas sínteses a partir da via do acetato e/ou do ácido chiquímico. Entretanto é importante ressaltar que muitos metabólitos originados dessas vias não estão associados à alelopatia.

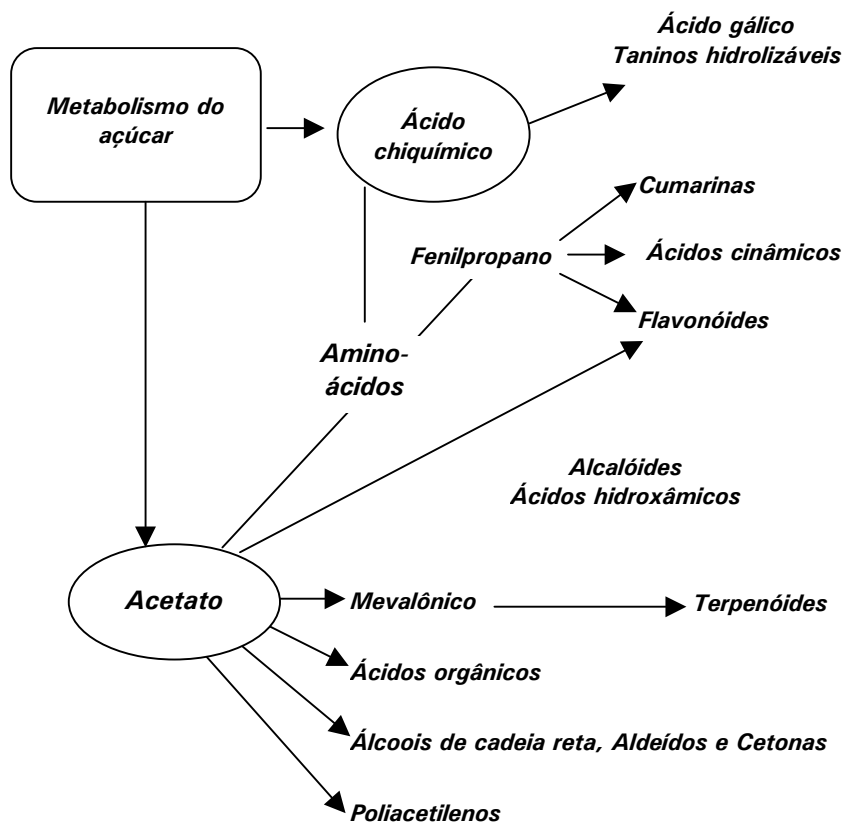


FIG. 1. Origem de algumas classes químicas que contribuem para alelopatia.

Fonte: Einhellig (1995).

A via do acetato propicia a produção de uma variedade de ácidos orgânicos, álcoois de cadeia linear, aldeídos e cetonas. Muitos desses são reconhecidos entre os aleloquímicos voláteis liberados durante a decomposição de resíduos orgânicos no solo (Bradow & Connick, 1990).

A rota do ácido chiquímico conduz a uma variedade de taninos hidrolizáveis e ácido gálico, dentre outros. Os terpenóides têm sua biossíntese originada através do mevalonato e são a maior classe de substâncias químicas de plantas, com algo em torno de 15.000 a 20.000 estruturas já caracterizados (Langenheim, 1994). Ocorrem nas plantas como mistura de substâncias tanto dentro de cada classe de terpenóides (mono, sesquiterpenos, etc.) como também entre as diferentes classes. Os compostos C₁₀ e C₁₅ são freqüentemente referidos como os terpenóides inferiores, quando ocorrem juntos, são chamados de óleos essenciais (Fig. 2). Por outro lado, todas as substâncias contendo 20 carbonos ou mais são chamados de terpenóides superiores. A combinação dos terpenóides não - voláteis (C₂₀ ou C₃₀) com os voláteis (C₁₀ e/ou C₁₅) é chamada de óleo-resina (Fig. 2) (Langenheim, 1990). Os flavonóides têm origem combinada do ácido chiquímico e acetato.

FATORES QUE AFETAM A SÍNTESE DE SUBSTÂNCIAS ALELOPÁTICAS

Vários compostos alelopáticos produzidos pelas plantas são regulados por fatores ambientais como: temperatura, umidade do solo, intensidade, qualidade e duração de luz, ventos sazonais, disponibilidade de nutrientes, atividade microbiana da rizosfera além de outros fatores como a aplicação de herbicidas (Chou & Kuo, 1986; Chou, 1986; Cheng, 1992).

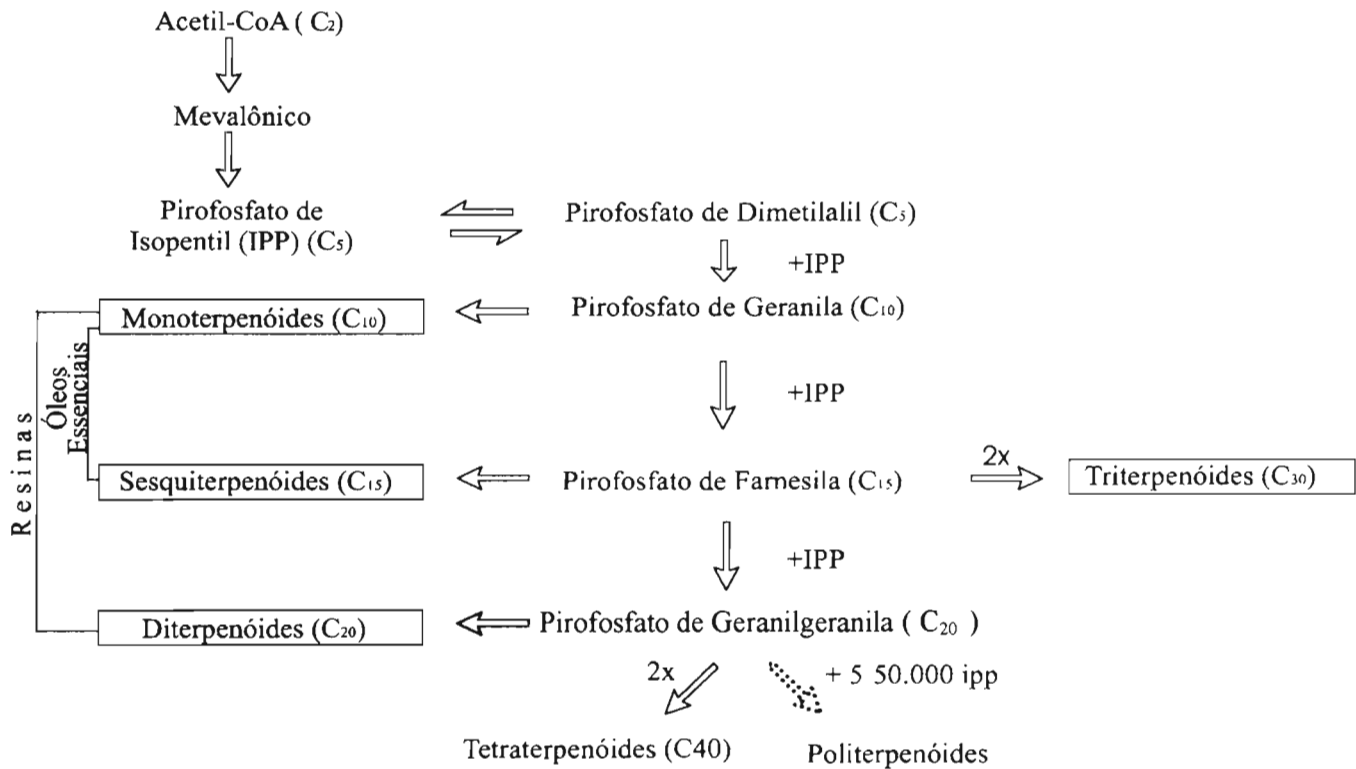


FIG. 2. Biosíntese de Terpenóides.

Fonte: Langeheim (1994).

Alguns estudos mostram que plantas doadoras estressadas geralmente apresentam maior ação alelopática do que plantas não-estressadas (Koepe et al. 1976; Hall et al. 1983). Entretanto, esse comportamento não é o mesmo para todos os aleloquímicos. Wender (1970) resumizou trabalhos mostrando que o nível, no tecido, de escopoletina, ácidos clorogênicos e escopolina foi elevado pela deficiência mineral, baixa temperatura, radiação ultravioleta e certos herbicidas. Similarmente, diversos trabalhos mostram que a deficiência de umidade causa aumento nos fenóis, monoterpenos e ácidos hidroxâmicos (Einhellig, 1987, 1989; Tang et al., 1995).

*Existe uma tendência para generalizar que o estresse aumenta a produção de aleloquímicos. Isso poderia ajudar a explicar porque determinados casos documentados de alelopátia em comunidades de plantas têm sido mais expressivo em condições ambientais de alto estresse (Fig. 3). No entanto, as respostas das plantas à imposição de estresse nem sempre acompanha o esquema da Fig. 3. Van Dam et al. (1993) impuseram a diferentes espécies de plantas, o corte de 50% da superfície de suas folhas e observaram que a resposta das plantas variou em função da espécie. Em **Senecio jacobaeana**, a concentração do alcalóide Pirrolizidina nas plantas cortadas decresceu dentro de 6 a 12 horas após o corte das folhas. Dentro de 24 horas após o corte, a concentração de Pirrolizidina em **Cynoglossum officinale** dobrou quando comparado aos valores das plantas controle (não-cortadas). A produção dos alcalóides indólicos nas plantas **Catharanthus roseous** foi encontrada como não sendo estes afetados pelos tratamentos.*

A produção de substâncias alelopáticas pode, por outro lado, ser inibida em determinadas circunstâncias. Müller et al. (1968) encontraram que o ciclo do fogo em Chaparral emerge como uma seqüência de eventos, trazendo como conseqüência a destruição de toxinas e suas fontes pelo fogo. Desta maneira, um grande número de invasoras suprimidas pelos compostos alelopáticos, reaparecem nas estações de crescimento após o fogo.

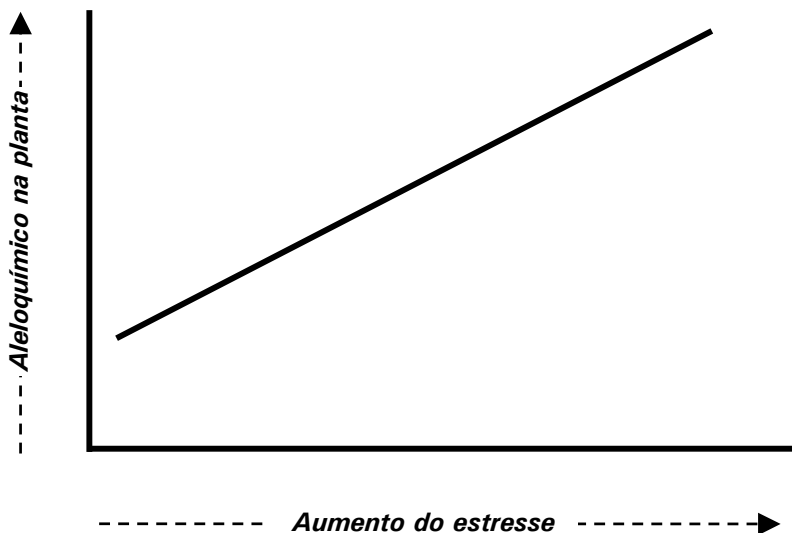


FIG. 3. Interrelação proposta entre a intensidade de estresse e o conteúdo de aleloquímico na planta. Considerando como fatores de estresse: deficiência mineral, déficit de umidade, temperaturas extremas, doenças, insetos e outras variáveis.

Fonte: Einhelling (1995).

Um ponto que merece ser observado com relação a este aspecto, diz respeito às diferenças entre as espécies no tocante à habilidade para produzir tais compostos. Ao que tudo indica, mesmo dentro de uma mesma espécie pode haver diferenças na quantidade de toxinas produzidas por diferentes genótipos (Rice, 1974).

O conhecimento do potencial alelopático das plantas forrageiras tropicais, em relação a diferentes tipos de estresse, ainda está por ser determinado. Entretanto, é provável que os efeitos demonstrados acima não se repitam em toda a sua extensão para as forrageiras tropicais.

*Isso porque as espécies de gramíneas e leguminosas forrageiras em utilização nos trópicos têm sido selecionadas em função da capacidade que apresentam em se adaptar às condições extremas de estresse que ocorrem nos trópicos, notadamente em relação às condições de acidez elevada e baixa fertilidade dos solos, como também ao período relativamente longo de déficit hídrico. Desta maneira, espécies como a **Brachiaria humidicola** e a **Brachiaria brizantha**, que foram selecionadas para compor pastagens nos trópicos em função dessas características, dificilmente poderiam ter os seus potenciais alelopáticos alterados por estresses, aos quais essas espécies são tolerantes.*

Por outro lado, muito provavelmente, exista incompatibilidade entre altas produções de forragem e potencial alelopático, ou seja, o fato da pesquisa estar selecionando espécies forrageiras em função, também, do seu potencial para produção de forragem, pode estar deixando de lado espécies com grande potencial alelopático.

LIBERAÇÃO PARA O MEIO AMBIENTE

A liberação das substâncias alelopáticas produzidas pelas plantas pode se dar de diferentes formas, como: volatilização, exsudação radicular, lixiviação (remoção de substâncias químicas das plantas, vivas ou mortas, pelas águas da chuva e do orvalho) e, também, através da decomposição dos resíduos de plantas (Whittaker & Feeny, 1971; Putnam, 1983; Rice, 1984, 1987; Rodrigues et al. 1992 e 1993).

Os lipídios (terpenóides, glicerídeos, fosfatídeos, ácidos graxos) das plantas normalmente mostram pouca solubilidade em água. Desta maneira, o transporte desses compostos na água da chuva, da superfície das plantas para o solo, tem sido considerado pouco provável. No entanto, a presença de uma variedade de monoterpenos na planta levanta a questão de como esses compostos poderiam funcionar

como alelotoxinas. Na forma pura, muitos monoterpenóides são voláteis à temperatura ambiente, e Muller et al. (1964) sugerem que tais compostos simplesmente volatilizam da superfície da folha e flutuam no solo onde são adsorvidos pelas partículas lipofílicas do solo, sementes ou plântulas.

Fischer & Quijano (1985) sugerem que uma alternativa para o mecanismo de transporte poderia envolver a associação com ácidos graxos e esteróides que são frequentemente encontrados em abundância na superfície das plantas. Outras moléculas na folha com propriedades ativas poderiam formar micélios com os monoterpenos não-polar - tendo como resultado os seguintes efeitos: 1) a volatilização dos monoterpenos poderia ser reduzida; 2) a solubilização dos monoterpenos não-polar em extrato aquoso poderia ser aumentada; e 3) a entrada nas células da semente ou das plântulas poderia ser facilitada pela abertura de fendas nas membranas (Williamson et al. 1992).

Liu & Lovett (1993) quantificaram a liberação de alcalóides pela cevada, e verificaram que a hordenina foi liberada pelas raízes da cevada por um período de 60 dias. A quantidade liberada atingiu o máximo de 2 µg/planta/dia no 36º dia, declinando a partir de então.

Einhellig (1986) correlacionou as principais substâncias alelopáticas com as diferentes formas de liberação para o meio ambiente, e verificou que uma considerável parte dos aleloquímicos liberados por volatilização eram compostos terpenóidicos, em especial monoterpenos e sesquiterpenos. O mesmo acontecendo com os exsudados pelo sistema radicular. Por sua vez, os lixiviados eram principalmente substâncias orgânicas, tais como alcalóides e fenóis e substâncias inorgânicas.

MECANISMO DE TRANSPORTE NO MEIO AMBIENTE

Ao serem liberadas para o meio ambiente, as substâncias químicas com potencial alelopático necessitam entrar em contato com as plantas-alvo. Até que isso ocorra essas substâncias estão sujeitas à ação de diferentes fatores, tanto àqueles relacionados às condições ambientais como àqueles relativos à própria substância. Durante sua permanência no solo, as substâncias alelopáticas podem ser modificadas e os impactos de tais substâncias sobre a planta-alvo podem ser influenciados pela umidade, pela temperatura e por outros fatores do solo (Bhowmik & Doll, 1983; Einhellig & Eckrich, 1984).

Alguns pesquisadores têm sugerido que as substâncias alelopáticas em plantas superiores sejam imediatamente detoxificadas após liberação, enquanto outras têm seu poder de toxicidade aumentada após sofrerem transformações pela ação dos microorganismos do solo. Como exemplo, a hidrojoglona é oxidada à juglona, uma quinona potente que é inibitória para algumas espécies na concentração de 10^6 M (Rietveld, 1983).

Outras substâncias, como os alcalóides, podem permanecer inalteradas no solo após longo período de tempo, graças à considerável atividade antimicrobiana que possuem, o que também vai depender das condições ambientais (Einhellig, 1986). Segundo ainda este autor, em condições de solo com drenagem deficiente, há maior capacidade de prolongar a permanência de substâncias aleloquímicas no solo, em face da menor atividade microbiana verificada em tais condições, em relação aos solos bem drenados. Já o processo de degradação da matéria orgânica pode propiciar condições ambientais altamente favoráveis ao crescimento de microorganismos, os quais podem não só produzir novos aleloquímicos como também substâncias mais tóxicas.

Os efeitos das substâncias inibidoras parecem ser mais pronunciados em solos arenosos do que naqueles ricos em matéria orgânica, uma vez que a inativação e destruição das toxinas é mais lenta em solos pobres. Com base neste aspecto, é de se esperar maior influência alelopática em solos arenosos do que em solos ricos em microorganismos (Dionello & Bastra, 1982).

Os principais agentes governando os processos e fatores que influenciam o comportamento dos aleloquímicos no solo são principalmente aqueles relacionados à natureza dos aleloquímicos produzidos, da natureza da produção de organismos e da planta afetada, às propriedades do solo e às condições climáticas e ambientais na qual o transporte do aleloquímico tem lugar (Cheng, 1992).

A solubilidade afeta a mobilidade na água do solo; a pressão de vapor afeta a volatilização no ar; e, a estrutura afeta a afinidade com a superfície do solo e a degradabilidade pelos microorganismos. Propriedades do solo, tais como conteúdos de matéria orgânica e mineral, distribuição do tamanho da partícula, pH, características de troca iônica e local de oxidação, desempenham papel importante no comportamento de um composto no solo.

Os mecanismos e processos envolvidos no transporte de um aleloquímico do sítio de produção a uma determinada planta, além dos aspectos já mencionados, estão sujeitos a dois outros fatores: transformação (biótica e abiótica) e retenção. O processo de transporte é o resultado líquido envolvendo esses dois processos (Fig. 4).

Estritamente falando, o processo de retenção implica na atração de uma substância para a superfície do solo, levando a uma restrição da mobilidade da substância química no solo. É um processo físico, e um número de forças intermoleculares pode estar envolvido.

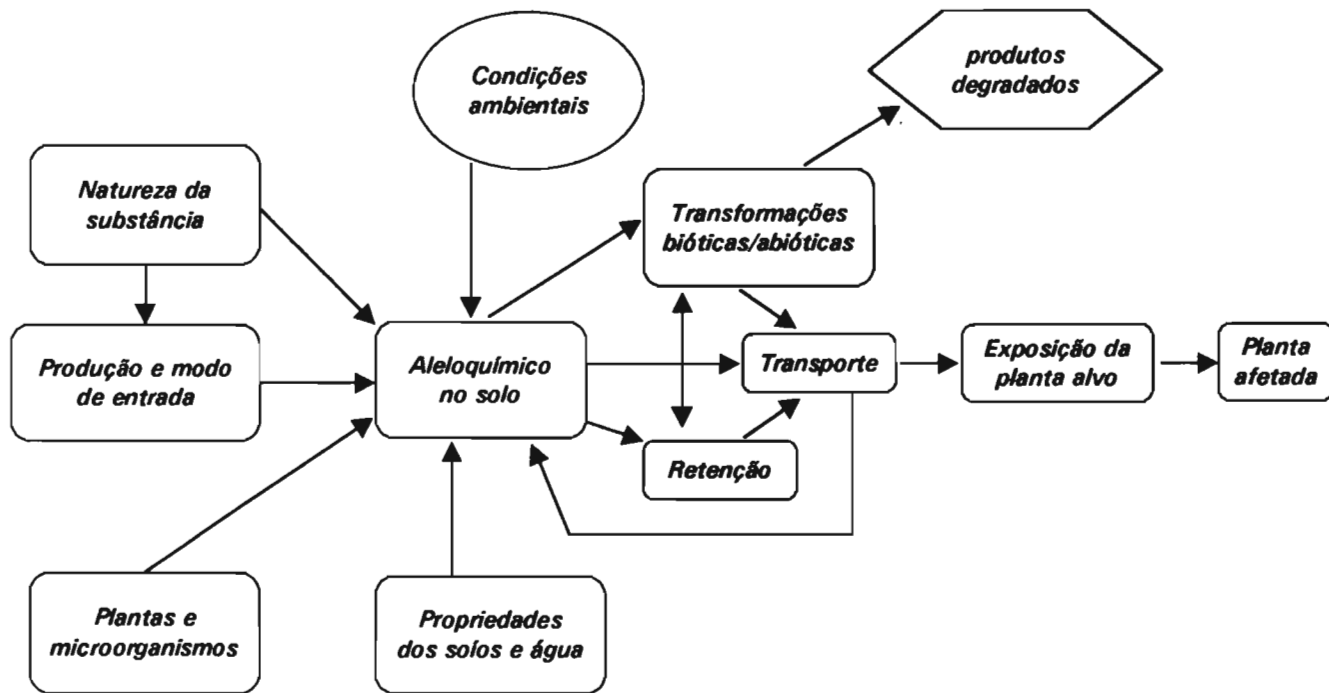


FIG. 4. Mecanismos e processos envolvidos no transporte de um aleloquímico do lugar de produção à planta alvo.

Fonte: Cheng (1992).

O processo de transformação pode envolver meios químicos, bioquímicos e fotoquímicos, com resultado líquido na redução da quantidade original de aleloquímico disponível para o transporte. O termo transformação é freqüentemente usado como sinônimo de degradação. Considerando que a degradação implica na quebra da substância original para componentes mais simples com conseqüente perda de toxicidade, transformação é usada no senso amplo, implicando em mudanças na estrutura química da molécula original. É possível que o produto transformado possa ser mais tóxico ou mais complexo na estrutura, como também mais simples na estrutura e menos tóxico (Cheng, 1992).

O transporte do aleloquímico no ambiente do solo dependerá de como os processos competem e todos os fatores interagem em um lugar específico. Diferentes meios estão disponíveis para transportar um composto químico de um lugar para outro. O transporte pode ser realizado tanto através do ar como de vapor, ou na solução do solo. Um composto pode mover-se por meio de fluxo de massa do ar ou da água, ou ainda por difusão (Cheng, 1992).

MECANISMO DE AÇÃO DOS ALELOQUÍMICOS

Uma vez liberados para o meio ambiente, as substâncias alelopáticas podem entrar em contato com as plantas receptoras de formas direta e indireta. Swain (1977b) ressalva que quando interações de uma planta com insetos, doenças e animais são consideradas, os efeitos são freqüentemente diretos e imediatos, enquanto que a interação entre plantas pode ocorrer por vários períodos de tempo e, freqüentemente, os efeitos são mais indiretos e complicados, uma vez que fatores ambientais, como aqueles relacionados ao clima e ao solo, estão envolvidos.

Em ampla revisão sobre o assunto, Alves (1992) menciona que substâncias liberadas por lixiviação ou volatilização podem ser transferidas diretamente entre plantas doadora e receptora, através da absorção pela epiderme foliar ou até mesmo pelas raízes, bem como serem transferidas indiretamente via atividade microbiana do solo. Einhellig (1986) ressalta que para os casos onde as substâncias são liberadas pela decomposição e pela exsudação radicular, as transferências preferencialmente acontecem por via indireta, com a participação efetiva da atividade microbiana, embora o contato entre raízes possa acontecer diretamente.

O modo como os agentes aleloquímicos agem nas plantas-alvo é um tópico relevante em alelopatia. A despeito dessa importância, muito pouco tem sido esclarecido com relação aos mecanismos pelos quais diferentes tipos de compostos exercem suas funções. Para Rice (1984), uma das razões para esse fato reside nas dificuldades em se separar os efeitos secundários das causas primárias.

É aceitável que um determinado organismo (plantas e/ou microorganismos do solo) seja capaz de produzir diversos aleloquímicos, e que, entre estes, se desencadeiam diversas interações quando entram em contacto com uma planta-alvo. Os sintomas que se observam na planta atingida são determinados pelo conjunto dos efeitos produzidos pelos aleloquímicos absorvidos pela planta-alvo, tornando-se difícil, mesmo depois de identificados os aleloquímicos, estabelecer qual deles provoca os sintomas observados (Almeida, 1988; Durigan & Almeida, 1993).

Freqüentemente, os trabalhos desenvolvidos para avaliar o modo de ação de aleloquímicos específicos têm sido feito através do monitoramento de seus efeitos sobre as principais funções das plantas. Os tipos de bioensaios e as condições de estudo não têm sido uniformes. Entretanto, ainda levam à conclusão que os aleloquímicos interferem em diferentes processos metabólicos primários das plantas e nos sistemas reguladores de crescimento das plantas superiores.

Basicamente, reconhece-se que os agentes alelopáticos afetam a divisão e o alongamento celular, síntese orgânica e distribuição do carbono no pool celular, balanço hormonal, síntese ou função de muitas enzimas, processo

respiratório, inibição da absorção de O₂ pelas mitocôndrias, fotossíntese, abertura dos estômatos, conteúdo de clorofila, síntese das porfirinas - Mg, absorção de nutrientes, a permeabilidade da membrana, a síntese protéica e a atividade enzimática (Harper & Balke, 1981; Rice, 1984; Einhellig, 1986; Rizvi et al. 1992).

Hejl et al. (1993) observaram que a juglona inibiu o crescimento, a fotossíntese e a absorção de oxigênio nas mitocôndrias de diferentes plantas. Liu & Lovett (1993) observaram que os compostos hordenina e gramina promoveram danos à parede celular, aumentaram o tamanho e o número de vacúolos e promoveram ainda desorganização de organelas da planta mostarda branca.

Einhellig (1986) estabelece ações hipotéticas seqüenciais para os efeitos de aleloquímicos sobre uma determinada planta, e deixa claro as perturbações que se desencadeiam quando um dado aspecto fisiológico da planta é afetado por um aleloquímico (Fig. 5). Exatamente uma simples perturbação na membrana da célula traz como consequência efeitos na respiração, estatus da água, absorção de íons, função estomática, fotossíntese e assim por diante, desaguando na inibição do crescimento e no desenvolvimento da planta.

O fato de uma mesma substância afetar diferentes funções fisiológicas da planta, assim como a constatação de que uma mesma função possa ser afetada por mais de um composto, é mais um fator complicador no entendimento das interações entre efeito e causa. As cumarinas, por exemplo, têm sido citadas como capazes de afetar diferentes funções fisiológicas da planta, que vão desde a inibição da fotossíntese à respiração e à síntese protéica. Por outro lado, atividades fisiológicas como a respiração podem ser afetadas por um conjunto de substâncias como a juglona, uma variedade de compostos aromáticos, fenóis e cumáricos, aldeídos e flavonóides (Einhellig, 1986; Alves, 1992). Isso posto, fica evidente a impossibilidade de se identificar uma substância alelopática a partir de um ou mais sintomas observados em uma planta.

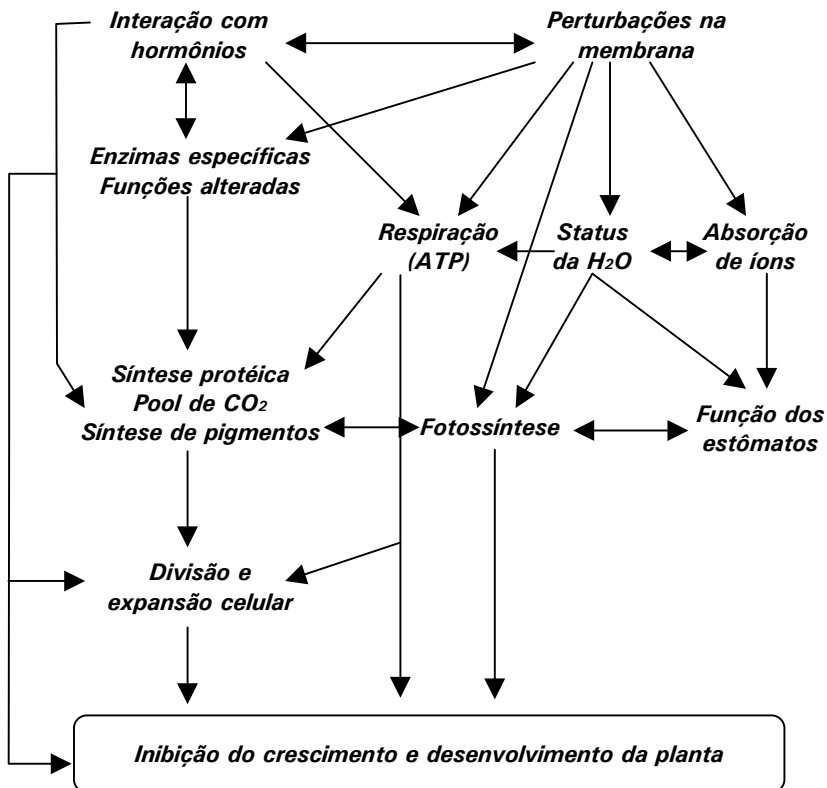


FIG. 5. Ação hipotética seqüencial para os efeitos aleloquímicos fenóis sobre uma planta superior.

Fonte: Einhellig (1986).

Vários são os trabalhos encontrados na literatura, nos quais são analisados os efeitos de substâncias alelopáticas. Harper & Balke (1981) mostram que o ácido salicílico e o ácido ferrúlico inibiram a absorção do potássio na *Avena sativa L.*, sendo que o ácido salicílico evidenciou maior poder inibitório. O grau de inibição foi dependente tanto da concentração como do pH. Com a diminuição do pH, o efeito inibitório do fenol aumentou. Glass & Dunlop (1974) observaram que a inibição da absorção de íons pelos ácidos fenólicos é causada por um generalizado aumento na permeabilidade da membrana aos íons inorgânicos.

*Estudos desenvolvidos por Rice (1992) mostram que sete ácidos fenólicos, previamente identificados como aleloquímicos de plantas invasoras, inibiram o crescimento dos fixadores de N₂ - **Azotobacter**, **Enterobacter** e **Clostridium**. Inibição marcante sobre o crescimento de **Anabaena cylindrica** - alga fixadora de N₂, importante nos campos de produção de arroz - foram observados por Rice et al.(1980), para quatro ou cinco compostos fenólicos presentes na decomposição da palha de arroz. Em estudos análogos, Rice et al. (1981) observaram efeitos inibitórios sobre o crescimento de três raças de **Rhizobium** por cinco compostos fenólicos, também presentes na decomposição da palha de arroz.*

FATORES QUE INTERFEREM NA AÇÃO DOS ALELOQUÍMICOS

Einhellig & Eckrich (1984) desenvolveram trabalhos visando testar a hipótese de que os efeitos alelopáticos do ácido ferrúlico pode ser alterado pelas condições de temperatura do ambiente de crescimento. O desenvolvimento do sorgo granífero e da soja, após um período de dez dias, mostrou que ocorre uma interação significativa entre a temperatura ambiental e o tratamento com ácido ferrúlico. O crescimento do sorgo, a uma temperatura média de 37 °C, e o da soja, a uma temperatura média de 34 °C, apresentam maiores reduções no peso seco, causado pelo ácido ferrúlico do que quando em ambientes com temperaturas inferiores a 8°C e 11°C. O crescimento do sorgo foi de 0,2 mM em condições quentes e 0,4 mM com as condições frias, indicando que o estresse de temperatura aumenta a inibição aleloquímica.

Quando se trata de compostos alelopáticos oriundos da decomposição de resíduos de culturas, Einhellig & Leather (1988) mostram que o tempo de decomposição, as condições climáticas, tipo de solo e posição relativa do resíduo em relação às plantas são cruciais. Os efeitos alelopáti-

cos são freqüentemente mais severos em solos de textura leve e mal-drenados, porém, em solos pesados o problema pode ser acentuado. A localização do resíduo, a concentração do aleloquímico no ambiente de uma semente germinada e de uma radícula são importantes componentes nos efeitos dos aleloquímicos.

Rice (1984) mostra que a inibição ou estimulação do crescimento de uma planta por um aleloquímico originado do resíduo de um cultivo depende da idade do resíduo, do estágio da decomposição, da concentração dos compostos e da cultivar.

O valor do pH parece ser um importante fator a influenciar os efeitos de um determinado aleloquímico (Fig. 6). Como pode-se observar, a concentração de ácido salicílico requerido para um determinado grau de inibição, depende do pH da solução. Com o decréscimo do pH, a quantidade de ácido salicílico requerido para produzir um dado efeito diminui. A concentrações de 10^{-5} M e superiores, a absorção foi substancialmente inibida a pH 4,5 e 5,5. Nenhuma aparente inibição ocorreu a pH 6,5 em concentrações abaixo de 10^{-4} M; e a pH 7,5 inibição foi observada apenas à concentração de 5×10^{-4} M e superior.

PROVAS DA EXISTÊNCIA DE ALELOPATIA

Embora um considerável número de trabalhos científicos mostrando evidências da existência de alelopatia esteja disponível na literatura, pouquíssimos são aqueles que trazem provas de sua existência. Segundo Putnam & Tang (1986), as provas da existência de alelopatia poderiam envolver a seguinte ordem de estudos:

- 1. demonstrar a interferência usando controles apropriados, descrever a sintomatologia e quantificar o grau de redução do crescimento;*

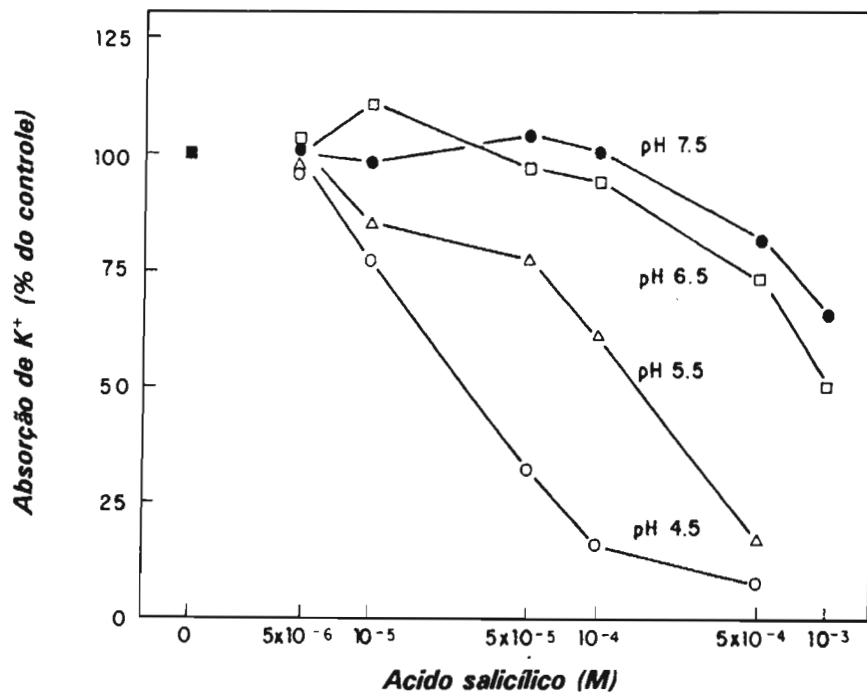


FIG. 6. Influência da concentração do ácido salicílico na absorção de k^+ a quatro diferentes valores de pH.

Fonte: Harper & Balke (1981).

2. *isolar, caracterizar e analisar as substâncias químicas contra espécies que foram previamente afetadas. A identificação das substâncias químicas envolvidas nos processos é um passo importante na prova da alelopatia;*

3. *obter toxicidade com similar sintomatologia, quando as substâncias químicas são adicionadas de volta ao ambiente;*

4. *monitorar a liberação das substâncias químicas da planta doadora e detectá-las no ambiente (solo, ar, etc.) em torno do receptor e, idealmente, no receptor.*

Fuerst & Putnam (1983) também listaram alguns critérios como sendo indispensáveis para se provar a existência de alelopatia. Müller (1974), citado por Wardle (1987), listou cinco critérios que são aceitos por uma considerável parcela da comunidade científica, como importantes em estudo de alelopatia:

1. *a planta sobre investigação deve produzir uma toxina;*

2. *a planta deve ser capaz de liberar a toxina;*

3. *a concentração da toxina no solo deve estar em níveis inibitórios;*

4. *outras plantas devem ser susceptíveis à toxina;*

5. *outros fatores, os quais poderiam influenciar as observações, devem ser eliminados.*

Embora esses critérios estabelecidos sejam considerados satisfatórios pela comunidade científica, mesmo assim a alelopatia ainda precisa ser comprovada. Segundo Wardle (1987), a única maneira de se obter essas provas é demonstrar que os compostos tóxicos produzidos por uma determinada planta são absorvidos por seus vizinhos, implicando na manifestação de uma resposta inibitória ou estimulatória.

Desta maneira, fica patente que o desenvolvimento de trabalhos que atendam a esses critérios implica em se dispor de um bom aparato laboratorial e de um químico ou bioquímico com experiência, para que os compostos alelopáticos sejam identificados. Essa dificuldade é especialmente marcante em países em desenvolvimento, como é o caso do Brasil, devido, principalmente, às dificuldades em se estabelecer interações com grupos de pesquisadores da área de química.

INTERAÇÃO ALELOPÁTICA EM ECOSSISTEMAS DE PASTAGENS

Muitas espécies de gramíneas e leguminosas que fornecem forragem na forma de pasto são semeadas em mistura. Essa prática tem sido largamente estimulada, tendo em vista a melhoria da qualidade da forragem oferecida aos animais, não só pela melhor qualidade das leguminosas como alimento, mas também pela capacidade que possuem de fixar e transferir, para a gramínea em consórcio, o nitrogênio do ar.

Entretanto, as sementes de muitas plantas forrageiras podem conter compostos fitotóxicos, os quais inibem a germinação de outras sementes em suas imediações. Quando as sementes de espécies forrageiras, que são comumente semeadas juntas, contêm compostos inibidores, a germinação e o estabelecimento de uma ou mais espécies na mistura poderão ser afetados, comprometendo o desempenho do pasto. Müller (1986) comenta que, quando a germinação de sementes de plantas forrageiras ocorre em condições onde haja contato com substâncias alelopáticas como os monoterpenos, o resultado será uma redução acentuada do crescimento das raízes.

Além disso, o conhecimento das principais interações entre plantas invasoras e cultivadas, poderá ser de grande utilidade prática para se desenvolver um controle eficiente de plantas invasoras (Altieri & Doll, 1978). Por outro lado, a alelopatia também é vista como um dos mecanismos

pelos quais as plantas invasoras interferem no crescimento de outras, alterando o padrão da vegetação e a densidade das plantas (Smith, 1989b; Rice, 1974).

A Fig. 7 ilustra, hipoteticamente, as prováveis inter-relações alelopáticas que ocorrem em um ecossistema de pastagem cultivada. Como pode-se verificar, a complexidade é muito grande, não só pela quantidade de fatores envolvidos (plantas, animais, organismos, etc) mas, também, porque as substâncias químicas presentes no meio podem não vir diretamente de um simples organismo ou planta, mas sim, surgirem como resultado dos processos de decomposição ou transformação que ocorrem no solo, conforme mencionam Hale & Orcutt (1987).

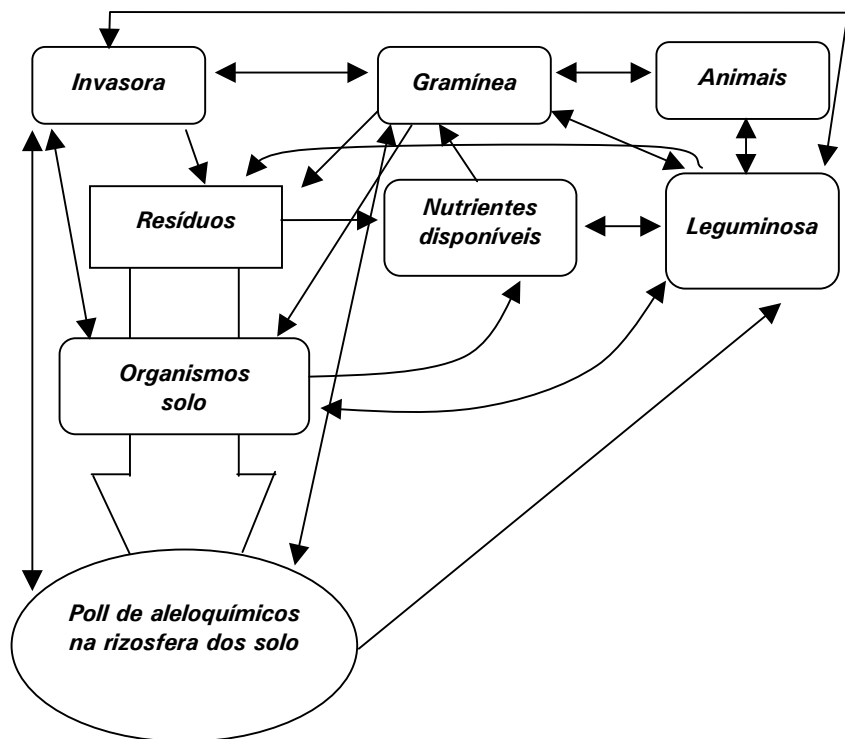


FIG. 7. Esquema hipotético das prováveis inter-relações alelopáticas em um ecossistema de pastagem.

Fonte: Adaptado de Waller (1989).

Nas Tabelas 3 e 4 são listadas algumas gramíneas e leguminosas forrageiras e plantas invasoras de pastagens, respectivamente, onde algum potencial alelopático já foi identificado.

TABELA 3. Espécies de gramíneas e leguminosas com potencial alelopático.

<i>Espécie</i>		<i>Fonte</i>
<i>Brachiaria brizantha</i>	cv. Marandu	Carvalho (1993)
<i>Brachiaria decumbens</i>		Almeida (1993)
<i>Brachiaria humidicola</i>		Almeida (1993)
<i>Lolium perene</i>	(Azevém)	Snell & Quigley (1993)
<i>Avena sativa</i>	(Aveia)	Medeiros et al. (1990)
<i>Hemarthria altissima</i>	cv. Bigalta	Young & Bartolomew (1981)
<i>Lolium multiflorum</i>	(Azevém anual)	Smith & Martin (1994)
<i>Critesion purillum</i>	(Cevadinha)	Smith & Martin (1994)
<i>Festuca arundinacea</i>		Luu et al. (1982)
<i>Leucaena leucocephala</i>		Kuo et al. (1982)
<i>Stylosanthes guianensis</i>	cv. Mineirão	Souza Filho (1995)
<i>Calopogonium mucunoides</i>		Souza Filho (1995)
<i>Medicago sativa</i>		Grant & Sallans (1964)
<i>Digitaria decumbens</i>		Chou (1992)
<i>Medicago sativa</i>		Miller (1983)
<i>Cenchrus ciliates</i>		Lovett (1986)
<i>Holcus lanatus</i>		Wardle et al. (1992)

TABELA 4. Espécies de plantas invasoras de pastagens com potencial alelopático.

<i>Espécie</i>	<i>Fonte</i>
<i>Carduus nutans</i>	Wardle et al. (1991)
<i>Anthemis cotula</i>	Smith (1987)
<i>Eupatirium capillifolium</i>	Smith (1990)
<i>Helenium amarum</i>	Smith (1989b)
<i>Agropiron repens</i>	Weston & Putnam (1985)
<i>Imperata cylindrica</i>	Sajise & Lales (1975)
<i>Eragrostis plana</i>	Coelho (1986)
<i>Desmodium adscendens</i>	Souza Filho (dados não publ.)
<i>Sida rhombifolia</i>	Souza Filho (dados não publ.)
<i>Euphorbia prostrata</i>	Alssaadawi et al. (1990)
<i>Vernonia polyanthes</i>	Souza Filho et al. (1996)
<i>Lantana camara</i>	Achhireddy & Singh (1984)

Alelopatia entre plantas forrageiras

Devido a alelopatia ser uma ciência relativamente nova, as informações disponíveis mostrando os efeitos potencialmente alelopáticos entre gramíneas e leguminosas forrageiras são bastante limitadas. Os dados disponíveis mostram que gramíneas e leguminosas afetam-se mutuamente, ficando a intensidade dos efeitos na dependência da especificidade entre plantas doadora e receptora.

Efeitos inibitórios da germinação e do desenvolvimento da plântula, atribuídos à alelopatia têm sido obtidos por vários autores. Almeida (1993), analisando os efeitos dos extratos aquosos da **Brachiaria decumbens**, **Brachiaria humidicola** e **Brachiaria brizantha** cv Marandu sobre as leguminosas centrosema (**Centrosema pubescens**); calopogônio (**Calopogonium mucunoides**); macrotiloma (**Macrotiloma axilares** cv. Guatá) e estilosantes (**Stylosanthes** spp. *guianensis*), observou reduções na germinação das sementes das leguminosas, exceto as do Guatá, e na produção de matéria seca da parte aérea e das raízes da centrosema, do macrotiloma e do estilosantes.

Em estudos desenvolvidos com a **Brachiaria decumbens**, foram identificados os seguintes compostos com propriedades alelopáticas: ácido ferrúlico, ácido p-coumárico, ácido 2,4 - diidroxibenzeno, ácido vanílico, ácido p - hidroxibenzoico e o ácido p- hidroxifenilacético, pertencente aos grupos dos fenóis, sendo o ácido p - coumárico e o ácido p - hidroxifenilacético os que estavam em concentrações mais elevadas (Chou, 1989).

Trabalhando com extratos aquosos preparados a partir de folhas e colmos de três gramíneas de estação fria-festuca alta (**Festuca arundinacea** Sch.), azevém anual (**Lolium multiflorum**) e cevadinha (**Critesion purillum**) em diferentes concentrações, Smith & Martim (1994) verificaram que para concentrações dos tecidos das três gramíneas doadoras acima de 7,0g/l, houve uma completa inibição do crescimento das plântulas de alfafa.

Young & Bartolomew (1981) mostram que o desenvolvimento do desmódio (*Desmodium intortum*) é bastante reduzido em solos contendo resíduos de raízes de *Hemarthria altissima* cv. Bigalta, e que o nível de fósforo na parte aérea da leguminosa cai de 0,20% para 0,15% quando cultivado em solo com resíduos da cultivar Bigalta.

Em um outro estudo, Luu et al. (1982) verificaram que o extrato fresco da gramínea festuca alta promoveu inibições da germinação e do crescimento das plântulas da leguminosa *Lotus corniculatus* L., sendo que o percentual de germinação e o comprimento da raiz e do hipocótilo da leguminosa tratada com extrato colhido entre junho e setembro foram 10, 13 e 7 vezes maiores, respectivamente, do que quando foram colhidos de janeiro a maio.

Cope (1982) preparou extratos aquosos de sementes de oito espécies de plantas forrageiras, e observou que a germinação e o desenvolvimento das plântulas de uma mesma espécie não foi inibida pelo extrato de sua própria semente. Também não houve fitotoxicidade em nenhuma gramínea pelo extrato de qualquer outra gramínea.

Souza Filho et al. (1997a) analisaram a interação potencialmente alelopática entre as gramíneas *B. decumbens*, *B. brizantha* e *B. humidicola* e as leguminosas forrageiras *Leucaena leucocephala*, *Stylosanthes guianensis* cv. Mineirão e *Calopogonium mucunoides*. Os resultados indicaram que gramíneas e leguminosas afetaram-se mutuamente, tanto quando analisaram-se os efeitos sobre a germinação das sementes como sobre o alongamento da radícula. As leguminosas tenderam a reduzir esses parâmetros nas gramíneas em maior extensão do que as gramíneas reduziram os mesmos parâmetros nas leguminosas.

As reduções promovidas por gramíneas forrageiras sobre a germinação de sementes e o desenvolvimento de leguminosas forrageiras assumem aspecto agrônomico importante em termos de manejo de pastagens, pois mostra que muito provavelmente exista um outro fator complicador -

além da competição por fatores ambientais (como água, luz e nutrientes) e das dificuldades em se manejar espécies de plantas fisiologicamente diferentes - responsável pelos desequilíbrios nos ecossistemas de pastagens consorciadas, comprometendo a persistência das leguminosas em consórcio, fator este relacionado ao potencial alelopático das gramíneas.

Um ponto relevante em alelopatia diz respeito aos efeitos autotóxicos. Miller (1983) verificou que o estabelecimento da alfafa apresentava melhor sucesso onde a mesma não havia sido cultivada há pelo menos dois anos. A dificuldade no restabelecimento da alfafa, sem rotação, foi atribuída ao acúmulo de compostos fitotóxicos produzidos e liberados pela própria alfafa, em cultivos anteriores.

*Em bioensaios envolvendo três gramíneas forrageiras (**Brachiaria humidicola**, **Brachiaria brizantha** cv. Marandu e **Brachiaria decumbens**), Souza-Filho (1995) não verificou reduções significativas na percentagem de germinação de sementes de qualquer gramínea quando submetida ao extrato de sementes da própria gramínea. Ao que tudo indica, os inibidores presentes nas sementes afetam apenas a germinação das sementes adjacentes de outras espécies. Tais substâncias não induzem à auto-inibição, mas funcionam meramente como agentes alelopáticos, uma vez liberados para o meio ambiente (Friedman & Waller, 1983).*

Alelopatia entre espécies forrageiras e plantas invasoras de pastagens

À semelhança das informações disponíveis para a interação potencialmente alelopática entre gramíneas e leguminosas forrageiras, as informações são também consideravelmente limitadas para interações entre plantas forrageiras e invasoras de pastagens. Os dados disponíveis mostram que plantas invasoras e forrageiras afetam-se mutuamente, com intensidade de efeitos variando em função da planta doadora e receptora (Leather, 1983; Wardle et al. 1993; Castro et al. 1984).

Extratos aquosos preparados a partir de dez espécies de plantas forrageiras (sendo seis gramíneas e quatro leguminosas) foram capazes de inibir o desenvolvimento das raízes e da parte aérea das plântulas de duas espécies de invasoras: **Carduus nutans** e **Cirsium vulgare** (Wardle et al. 1992). Em estudo similar, Medeiros et al. (1990) mostram que a aveia e o azevém limitam consideravelmente a infestação de plantas invasoras, fato atribuído ao potencial alelopático das duas gramíneas. Ainda com relação aos efeitos potencialmente alelopáticos da aveia, Putnam & DeFrank (1981) comprovam que, dependendo de alguns aspectos como época do ano e estágio de desenvolvimento das plantas, pode haver influência bastante significativa em relação à quantidade de plantas estranhas à cultura presentes em determinada época.

Estudos envolvendo as gramíneas forrageiras **Brachiaria humidicola**, **Brachiaria decumbens** e **Brachiaria brizantha** cv. Marandu mostraram efeitos potencialmente alelopáticos sobre as plantas invasoras de pastagens desmódio (**Desmodium adscendens** (SW) DC.), guanxuma (**Sida rhombifolia** K. Sch.) e assa-peixe (**Vernonia polyanthes** Less) (Tabela 5). **B. brizantha** cv. Marandu e **B. decumbens** foram as mais efetivas na inibição da germinação e do alongamento da radícula das plantas receptoras, respectivamente (Souza Filho et al. 1997b).

Analisando os efeitos potencialmente alelopáticos das leguminosas forrageiras leucena, mineirão e calopogônio, Souza-Filho et al. (1997c) obtiveram reduções expressivas sobre a germinação de sementes e o alongamento da radícula das plantas invasoras das pastagens desmódio (**Desmodium adscendens**), guanxuma (**Sida rhombifolia**) e assa-peixe (**Vernonia polyanthes**). A intensidade dos efeitos variou em função da especificidade entre espécies receptoras e doadoras. O assa-peixe foi, dentre as receptoras, a que evidenciou menor sensibilidade aos efeitos dos extratos (Tabela 6).

TABELA 5. Efeitos dos extratos aquosos de gramíneas forrageiras sobre plantas invasoras de pastagens. Dados expressos em percentual de redução em relação ao testemunha (água destilada), já descontada a contribuição do potencial osmótico.

Bioensaio	Planta receptora	Planta doadora		
		<i>Brachiaria humidicola</i>	<i>Brachiaria decumbens</i>	<i>Brachiaria brizantha</i>
Germinação	Desmódio	16,22*	8,47 ^{ns}	35,39*
	Guanxuma	20,59*	3,00 ^{ns}	17,66*
	Assa-peixe	21,87*	17,03*	14,02*
Alongamento da radícula	Desmódio	30,53*	66,77*	35,58*
	Guanxuma	35,83*	44,04*	37,04*
	Assa-peixe	0,0 ^{ns}	8,33 ^{ns}	0,0 ^{ns}

* = A redução promovida pelo extrato aquoso em relação à testemunha é significativa pelo teste de Tukey (5%).

^{ns} = Não-significativo.

Fonte: Souza Filho et al. (1997b).

TABELA 6. Efeitos dos extratos aquosos da parte aérea de leguminosas forrageiras sobre plantas invasoras de pastagens. Dados expressos em proporção da testemunha.

Bioensaio	Espécie receptora	Espécie doadora		
		<i>Leucena</i>	<i>Mineirão</i>	<i>Calopogônio</i>
Germinação	Desmódio	0,64*	0,87*	0,55*
	Guanxuma	0,86*	0,63*	0,56*
	Assa-peixe	0,74*	0,97 ^{ns}	0,67*
Alongamento da Radícula	Desmódio	0,70*	0,40*	0,34*
	Guanxuma	0,63*	0,60*	0,38*
	Assa-peixe	0,73*	0,70*	0,63*

* Inibição do extrato é significativa pelo teste de Tukey (5%).

^{ns} Não significativo pelo teste de Tukey (5%).

Fonte: Souza-Filho et al. (1997c).

Trabalho desenvolvido por Smith (1989b) mostra que o extrato aquoso da invasora bitter sneezeweed (*Helenium amarum*) reduziu em 50% o crescimento da alfa-fa e do azevém, em concentração de 0,5%. O extrato da folha foi mais fitotóxico do que o do colmo ou da raiz. Em estudos de mesma natureza, Sajise & Lales (1975) verificaram que a produção de pastagem de estilosantes (*Stylosanthes guianensis*) reduz-se quando infestada pela invasora *Imperata cylindrica*.

Coelho (1986) cultivou azevém, trevo-branco e cornichão em dois tipos de solo: um, onde o capim-annoni-2 - planta invasora de áreas de pastagens cultivadas do Rio Grande do Sul - vinha vegetando por dez anos consecutivos e o outro onde essa invasora não vegetara. Os resultados obtidos são apresentados na Tabela 7. O capim-annoni-2 não afetou a germinação, o peso seco das raízes e a parte aérea do cornichão. Entretanto, promoveu reduções na germinação das sementes e do peso seco da parte aérea do trevo-branco e do peso seco de raízes e da parte aérea do azevém.

TABELA 7. Efeitos fitotóxicos do capim-annoni-2 sobre plantas forrageiras.

Parâmetro	Condições do solo	Espécie receptora		
		Azevém	Trevo-branco	Cornichão
Germinação ¹	Sem capim-annoni - 2	98,4a	94,2a	67,8a
	Com capim-annoni - 2	99,8a	59,2b	57,3a
Peso seco Raiz ²	Sem capim-annoni - 2	11,4a	1,3a	1,3a
	Com capim-annoni - 2	1,7b	0,3a	0,6a
Peso seco P. A ²	Sem capim-annoni - 2	6,8a	1,8a	1,7a
	Com capim-annoni - 2	1,5b	0,1b	0,4a

¹Dados expressos em percentual.

²Dados expressos em g/vaso.

Médias com a mesma letra, na mesma coluna, dentro de germinação e peso seco de raiz e parte aérea, não diferem estatisticamente entre si, pelo teste de Duncan (5%).

Fonte: Coelho (1986).

*Especialmente para os efeitos das invasoras sobre as leguminosas, Weston & Putnam (1985) mostram decréscimo no número de nódulos, no peso dos nódulos e na fixação do nitrogênio da soja, em função da aplicação de extratos da invasora **Agropiron repens**. Em estudos posteriores desenvolvidos com essa mesma invasora, Weston & Putnam (1986) concluíram que o efeito da alelopatia não era diretamente sobre o crescimento da espécie de **Rhizobium** em associação com a leguminosa, mas sobre a formação dos pêlos da raiz, com comprometimento indireto da fixação do nitrogênio.*

As reduções efetivadas por plantas de pastagens (gramíneas e leguminosas) sobre a germinação e o desenvolvimento das plântulas de espécies de invasoras de pastagens, assumem aspecto importante sob o ponto de vista ecológico, isso porque com a diminuição na germinação das sementes há uma redução no número de plantas indesejáveis na área, reduzindo, conseqüentemente, o poder de competição dessas plantas por fatores essenciais às espécies de pastagens como água, luz e nutrientes. Além disso, com a redução no desenvolvimento do sistema radicular, as plantas invasoras têm reduzida a sua capacidade agressiva, diminuindo, também, sua capacidade para competir com as gramíneas e leguminosas. Em conseqüência desses dois aspectos, haverá maior possibilidade de se estabelecer estandes mais densos de plantas desejáveis em áreas de pastagens cultivadas.

Alelopatia entre espécies forrageiras e florestais

Nos últimos anos têm crescido o número de pesquisadores que defendem a utilização de sistemas silvipastoris como alternativa para a exploração de áreas tropicais, em especial onde predominam os solos ácidos e de baixa fertilidade natural. Dentre outros, o principal argumento levantado por aqueles que defendem esse tipo de exploração está no fato de que se trata de um sistema de exploração mais equi-

librado sob o ponto de vista ambiental e da sustentabilidade do que aqueles sistemas tradicionalmente em uso. Desde que em sistemas agroflorestais as árvores sejam cultivadas em associação com culturas ou forrageiras, existe boa chance de que os aleloquímicos produzidos pelas árvores afetem o desenvolvimento da forrageira, ou, ao contrário, a forrageira afete o comportamento das árvores, comprometendo, em qualquer uma das situações, o equilíbrio procurado pela implantação do sistema. Assim, parece essencial que a compatibilidade entre árvores e as forrageiras a comporem o sistema fossem checadas antes de serem introduzidas (Rizvi et al., 1990).

*Trabalhos desenvolvidos com o eucalipto mostram que o uso de folhas picadas dessa essência florestal apresenta efeitos alelopáticos prejudiciais ao crescimento, nodulação e quantidade total de nitrogênio das leguminosas forrageiras **Glycine wightii** cv. Tinaroo (soja perene), **Desmodium intortum** cv. Greenleaf (desmódio) e **Galactia striata** cv. Yarana (galactia), sendo o desmódio e a soja perene, as leguminosas de menor e maior sensibilidade, respectivamente, aos efeitos do eucalipto. Por outro lado, não foram observados efeitos alelopáticos diretos do eucalipto sobre o colônio (Paulino et al. 1987).*

*Bansal et al. (1992) mencionam que muitas espécies de **Eucaliptus** têm potencial alelopático, afetando, assim, a estrutura e a distribuição de comunidades de plantas em sistemas agrossilviculturais. Ainda com relação aos eucaliptos, Lovett (1986) mostra que fenóis solúveis em água, terpenóides voláteis e outros inibidores do crescimento são encontrados nas folhas do eucalipto.*

*Chou (1992) observou que o liter de um pinheiro chinês (**Cunninghamia lanceolata**) quando deixado sobre o solo não suprimiu, significativamente, o crescimento da gramínea kikuio (**Pennisetum clandestinum**) nos primeiros quatro meses após o liter ter sido adicionado ao sistema.*

*Em trabalho envolvendo um sistema silvipastoril de pinus e três gramíneas forrageiras, Smith (1989c) observou reduções sobre o crescimento e no diâmetro do caule do **Pinus taeda**, pela interferência das forrageiras, sendo, em ordem decrescente, os principais efeitos produzidos por **Festuca arundinacea**, **Cynodon dactylon** e **Andropogon virginicus**.*

ALELOPATIA E SUAS PERSPECTIVAS FUTURAS

A alelopatia é um novo ramo da ciência, o qual pode fornecer base para a sustentabilidade da agricultura nos mais diferentes segmentos. Conseqüentemente, um número considerável de pesquisas com alelopatia tem sido conduzido em diversos países, incluindo o Brasil - embora com uma participação bastante modesta. Em princípio, a alelopatia tem sido utilizada como meio para explicar determinados fenômenos que ocorrem na natureza. Entretanto, as reais possibilidades do emprego da alelopatia na agricultura extrapolam essas perspectivas.

A alelopatia poderá, num futuro bem próximo, desempenhar dois papéis de extrema importância na área de pastagens cultivadas: 1) como ferramenta de manejo das pastagens; e 2) como fornecedor de estruturas básicas para a produção de biodefensivos agrícolas.

A alelopatia como fator de manejo de pastagens cultivadas

Em ambientes sujeitos a constantes perturbações, como os ecossistemas de pastagens cultivadas, o aparecimento e o desaparecimento de espécies, bem como as constantes mudanças na densidade e dominância de determinadas espécies, em função do tempo, tem sido atribuído a diferentes fatores, como mudanças físicas no habitat, produção e dispersão de sementes, competição por fatores indispensáveis à sobrevivência das espécies ou à combinação de todos

esses fatores (Putnam & Tang, 1986). Entretanto, vários trabalhos encontrados na literatura mostram que a alelopatia pode desempenhar papel importante no desaparecimento de espécies indesejáveis, alterando o padrão e a densidade dessas espécies em uma comunidade de plantas.

Em ecossistemas de pastagens cultivadas, a alelopatia poderá constituir-se em importante ferramenta de manejo de pastagens, possibilitando a seleção de espécies de gramíneas e leguminosas forrageiras que não sejam alelopáticas entre si ou que apresentem fraca interferência alelopática e que, ao mesmo tempo, possam exercer um bom nível de controle da comunidade de plantas invasoras. O resultado dessa estratégia seria, basicamente, a obtenção de estandes mais densos (puros) de gramíneas e ou de leguminosas, com reflexos positivos na produtividade e longevidade das pastagens e na redução da utilização de herbicidas sintéticos.

As sementes constituem-se em um dos principais veículos de suprimento de novos indivíduos de invasoras em áreas de pastagens cultivadas. Esse aspecto assume relevância para as áreas de pastagens, quando se sabe da extrema capacidade que as plantas invasoras possuem para produzir sementes (Lorenzi, 1991; Deuber, 1992). O fato dos agentes alelopáticos terem participação no controle da germinação e na prevenção da deteriorização das sementes (Rice, 1984; Taylorson & Hendricks, 1977), indica a possibilidade de se estabelecer métodos que facilitem a aceleração da deteriorização das sementes ou ainda métodos que possam inibir a germinação das sementes das invasoras. A principal consequência dessa estratégia seria a redução do fluxo de novos indivíduos de plantas indesejáveis nas pastagens, possibilitando a médio e longo prazos, manter a pastagem com níveis de infestação aceitáveis sob o ponto de vista bioeconômico.

Outro papel importante que a alelopatia poderá desempenhar em termos de estratégia de manejo de pastagens e de outros cultivos, num futuro não tão distante, é a

possibilidade de se obter espécies de plantas forrageiras resistentes a pragas e doenças. Esse viés se abre diante da perspectiva da transferência genética – através da manipulação do DNA – dessa capacidade de uma planta sem maiores interesses agrônômicos para uma espécie forrageira de grande interesse para a pecuária, na qual esta característica estivesse ausente. Na atual fase de pesquisas no mundo, praticamente não existem resultados em relação a esse aspecto. Porém, em face da importância dessa linha de pesquisa, é imprescindível que sejam conduzidos estudos nesse sentido.

A alelopatia como fonte para a produção de bio defensivos agrícolas

A agricultura predominante hoje no mundo, além da alta produtividade, é, também, caracterizada por sua dependência de fontes de energia de fósseis, tais como os fertilizantes e os pesticidas. No entanto, o crescente aumento do uso de agroquímicos como vem acontecendo, pode não ser sustentável no tempo, não apenas porque esses produtos poluem o ambiente e promovem a contaminação de diversos tipos de animais, como o homem, mas, também, porque novas raças de insetos resistentes aos inseticidas estão aparecendo e plantas invasoras tolerantes (resistência) aos modernos herbicidas são cada vez mais freqüentes.

Por outro lado, o anseio social por ambiente e alimentos livres de pesticidas, herbicidas e reguladores de crescimento é cada vez maior. Logo, novas alternativas se fazem necessárias, as quais não conduzirão aos problemas mencionados anteriormente como ainda poderão ser de baixo custo. Nesse contexto, a alelopatia poderá oferecer grande potencial para: a) reduzir ou inibir os prejuízos das práticas modernas da agricultura (como o uso indiscriminado de pesticidas, herbicidas, inseticidas, nematicidas e fungicidas); b) manter o ambiente livre de poluição para as futuras gerações; e c) obter alimentos isentos de agentes tóxicos para os animais em geral, e em particular para os humanos.

As possibilidades de uso de agentes alelopáticos para a produção de bio defensivos agrícolas, tantos os bioerbicidas como os bioinseticidas e biofungicidas têm despertado o interesse da sociedade, da comunidade científica e das empresas responsáveis pelo abastecimento do mercado. A exemplo disso, alguns países já estão produzindo seus defensivos agrícolas sintetizados a partir de substâncias isoladas de plantas ou de microorganismos. Na Tabela 8 estão listados alguns produtos disponíveis no mercado em nível mundial. Entre as principais vantagens desses produtos estão os fatos de que eles são mais sistêmicos e mais facilmente biodegradáveis do que os produtos similares sintéticos (Rizvi et al. 1980).

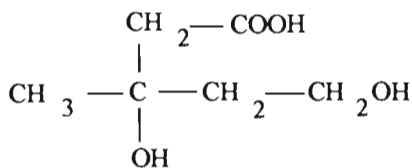
TABELA 8. Herbicidas desenvolvidos a partir de aleloquímicos naturais.

Produtos naturais	Fontes: Plantas ou microorganismos	Herbicida	Fabricante
Anisomicina	<i>Streptomyces</i> sp.	Methoxyphenone	Nihon/Japão
Cineole	Várias plantas	Cinmethylin	Shell/USA
<i>Benzoxazinonas</i>			
(ác. Hidroxâmico)	Plantas gramíneas	Benzazin	BASF/Alemanha
Ipexil	<i>Ipex pachyon</i>	Benzadox	GULF/USA
Ácido Fusárico	<i>Fusarium</i> sp.	Picloran	Dow/USA
Ácido Quinolínico	<i>Nicotina tabacum</i>	Quincloral	BASF/Alemanha
Moniliformina	<i>F. moniliforme</i>	3,4, dibytoxymoniliformin	CIBA/Geigy./Suíça
Fosfinotricina	<i>S. viridochromogenes</i>	Glufosinate	Hoechst/Alemanha

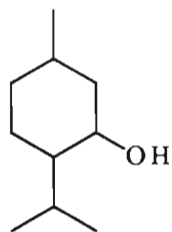
FONTE: Hatzios (1987), citado por Alves (1992).

ANEXOS

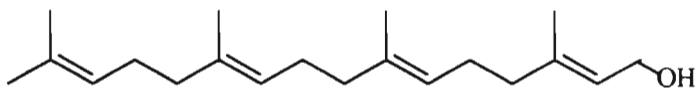
ANEXO 1. Esqueleto estrutural de alguns representantes das classes dos terpenóides e esteróides.



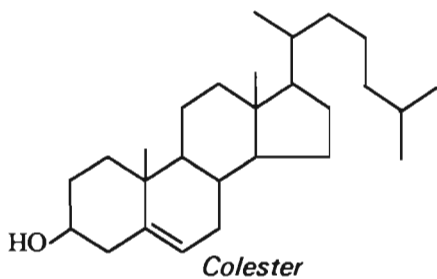
Ácido mevalônico



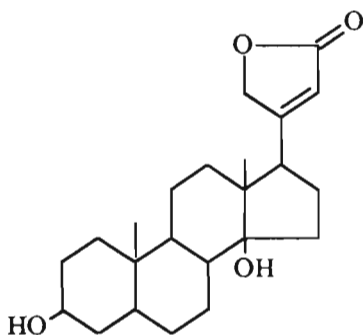
Mentol



Geranylgeraniol

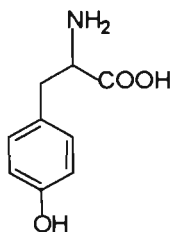


Colester

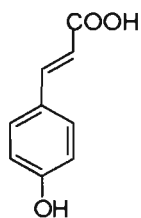


Digitoxigenina

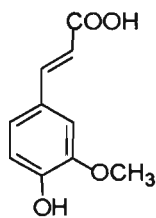
ANEXO 2. Esqueleto estrutural de alguns representantes da classe dos fenilpropanóides.



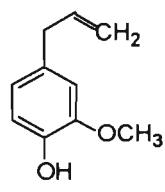
Tirosina



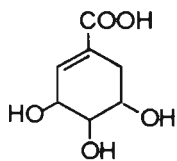
Ácido p-cumárico



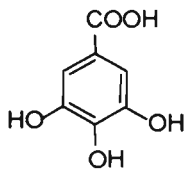
Ácido ferrúlico



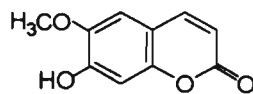
Eugenol



Ácido chlquímico

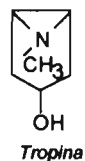
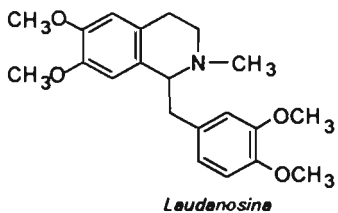
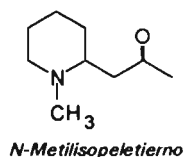
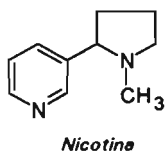
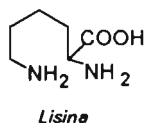
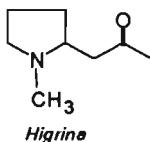
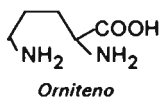


Ácido gálico

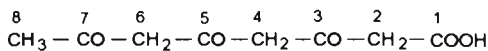


Escopoletina

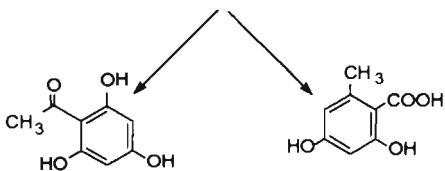
ANEXO 3. Esqueleto estrutural de alguns representantes da classe dos alcalóides e aminoácidos.



ANEXO 4. Esqueleto estrutural de alguns representantes da classe das acetogeninas.

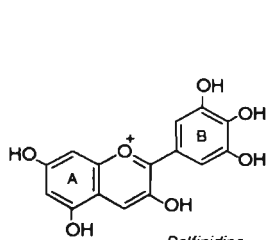


Grupos metileno

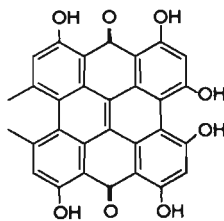


Floracetolona

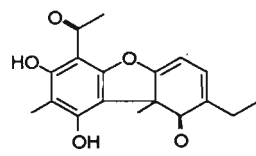
Ácido orsellínico



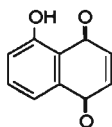
Deltinidina



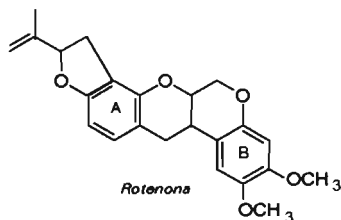
Hiperecina



Ácido úsnico

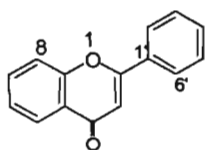


Julgona

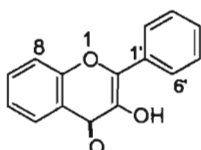


Rotenona

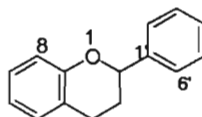
ANEXO 5. Esqueleto estrutural de alguns representantes da classe dos flavonóides.



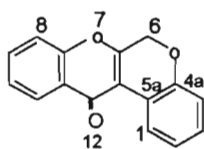
Flavona



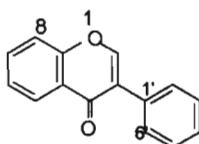
Flavonol



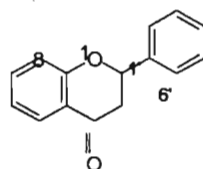
Flavane



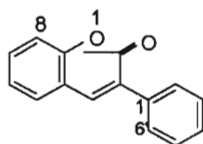
Rotenóide



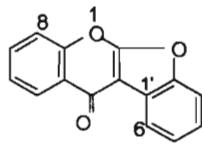
Isoflavona



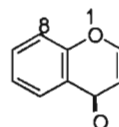
Flavanona



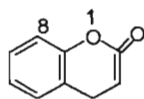
Arilcumarina



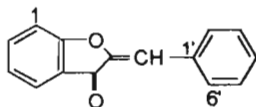
Cumeronacromona



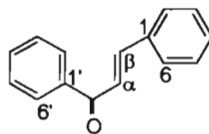
Cromona



Cumerina



Aurona



Chalcona

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACHHIREDDY, N.R.; SINGH, M. Allelopathic effects of lantana (*Lantana camara*) on milkweedvine (*Morrea odorata*). *Weed Science*, v.32, p.757-761, 1984.
- ALMEIDA, A.R.P. **Efeitos alelopáticos de espécies de *Brachiaria* Griseb, sobre algumas leguminosas forrageiras tropicais.** Piracicaba: USP, 1993. 73p. Tese Mestrado.
- ALMEIDA, F.S. **Alelopatia e as plantas.** Londrina: IAPAR, 1988. 68p. (IAPAR. Circular, 3).
- ALSSAADAWIN, I.S.; SAKERI, F.A K.; AL-DULAIMY, S.M. Allelopathic inhibition of *Cynodon dactylon* (L.) Pers and other plant species by *Euphorbia prostrata* L. *Journal of Chemical Ecology*, v.16, n.9, p.2747-2754, 1990.
- ALTIERE, M.A.; DOLL, J.D. The potential of allelopathy as a tool for weed management in crop fields. *Pans*, v.24, n.4, p.499-502, 1978.
- ALVES, P.L.C.A. Interações alelopáticas entre plantas daninhas e hortaliças. In: SIMPÓSIO NACIONAL SOBRE MANEJO INTEGRADO DE PLANTAS DANINHAS EM HORTALIÇAS, 1992, Botucatu. SP. **Anais...** Botucatu: UNESP/FCA, 1992. p.19-43.
- BANSAL, G.L.; NAYYAR, H.; BEDI, Y.S. Allelopathic effect of *Eucalyptus macrorhyncha* and *E. youmanii* on seedling growth of wheat (*Triticum aestivum*) and radish (*Raphanus sativus*). *Indian Journal of Agricultural Science*, v.62, n.11, p.771-772, 1992.
- BANSAL, G.L.; BHAN, V.M. Status of research on allelopathy and future scop of work in Indian. *Indian Journal Agricultural Science*, v.63, n.12, p.769-776, 1993.

- BARZ, W.; HORSEL, W. *Metabolism of flavonoids*. In: HARBORNE, J.B. ed. **The flavonoids**. London: Chapman & Hall, 1975. p.916-969.
- BHOWMIK, P.C.; DOLL, J.D. Growth analysis of corn and soybean response to allelopathic effects of weed residues at various temperatures and photosynthetic photon flux densities. **Journal Chemical Ecology**, v.9, p.1263-1280, 1983.
- BIRCH, A.J. **Chemical Plant Taxonomy**. New York: Academic Press, 1963. 141p.
- BRADOW, J.M.; CONNICK, W.J. Volatile seed germination inhibitor from plant residues. **Journal Chemical Ecology**, v.16, p.645-666, 1990.
- BULOCK, J.D. **The biosynthesis of natural products**. New York: McGraw - Hill, 1965. 420p.
- CARVALHO, S.J.C. **Caracterização dos efeitos alelopáticos de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu no estabelecimento das plantas de *Stylosanthes guianensis* var. *vulgaris* e cv. *Bandeirantes***. Viçosa: UFV, 1993. 72p. Tese Mestrado.
- CASTRO, P.R.C.; RODRIGUES, J.D.; RODELLA, R.C.S.; RABELO, J.C.; VEIGA, R.F.; LIMA, G.P.P.; JUREIDINI, P.; DENADAI, I.A. Ação alelopática de alguns extratos de plantas daninhas na germinação do arroz (*Oryza sativa* L. cv. IAC-165). **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, v.41, p.369-381, 1984.
- CHENG, H.H. A conceptual framework for assising allelochemicals in the soil environmental. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. eds. **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. Cap. 3. p.21-29.

- CHOU, C.H.; KUO, Y.L. Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan. III-Allelopathic exclusion of understory by *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. **Journal Chemical Ecology**, v.12, n.6, p.1431-1448, 1986.
- CHOU, C.H. The role of allelopathy in subtropical agroecosystems in Taiwan. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.S. eds. **The science of allelopathy**. New York: John Wiley & Sons, 1986. p.57-73.
- CHOU, C.H. Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan. IV. Comparative phytotoxic nature of leachate from four subtropical grasses. **Journal of Chemical Ecology**, v.15, n.7, p.2149-2159, 1989.
- CHOU, C.H. Allelopathy in relation to agricultural productivity in Taiwan: problem and prospects. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. p. 179-203.
- COELHO, R. W. Substâncias fitotóxicas presentes no capim Annoni 2. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.21, n.3, p.255-263, 1986.
- COPE, W.A. Inhibition of germination and seedling growth of eight forage species by leachates from seeds. **Crop Science**, v.22, p.1109-1111, 1982.
- CORCERA, L.J.; ARGANDOÑA, V.H.; ZUÑIGA, G.E. Allelochemicals in wheat and barley: role in plant - insect interactions. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. eds. **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. p.119-127.
- DEUBER, R. **Ciência das plantas daninhas: fundamentos**. Jaboticabal: FUNEP, 1992. V.1, 431p.
- DIONELLO, S.B.; BASTRA, F. Estudos ecológicos sobre o efeito inibitório da germinação de sementes produzidas por *Echinolaena inflexa* (Poir) Chase. **Eyton**, v.42, p.33-43, 1982.

- DURIGAN, J.C.; ALMEIDA, F.L.S. **Noções sobre alelopatia.** Jaboticabal: FUNEP, 1993. 28p.
- EINHELLIG, F.A.; ECKRICH, P.C. Interactions of temperature and ferulic acid stress on grain sorghum and soybeans. **Journal Chemical Ecology**, v.10, n.1, p.161-170, 1984.
- EINHELLIG, F.A. Mechanisms and mode of action of allelochemicals. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.S. eds. **The science of allelopathy.** New York: John Wiley & Sons, 1986. p.171-188.
- EINHELLIG, F.A. Interaction among allelochemicals and other stress factors of the plant environment. In: WALLER, G.R. ed. **Allelochemicals: role in agriculture and forestry.** Washington, D.C.: American Chemical Society, 1987. p.343-357 (ACS Symposium Series, 330).
- EINHELLIG, F.A.; LEATHER, G.R. Potentials for exploiting allelopathy to enhance crop production. **Journal of Chemical Ecology**, v.14, n.10, p.1829-1844, 1988.
- EINHELLIG, F.A. Interactive effects of allelochemicals and environmental stress. In: CHOU, C.H., WALLER, G.R. **Phytochemical ecology: allelochemicals mycotoxins and insect pheromones and allomones.** Taipei: Academia Sinica, 1989. p.101-118. (Academia Sinica Monograph Series, 9).
- EINHELLIG, F.A. Plant x plant allelopathy: biosynthesis and mechanism of action. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FIOLOGIA VEGETAL, 5., 1995. Lavras, MG. **Anais...** Lavras: SBFV, 1995. p.59-74.
- FISCHER, N.H.; QUIJANO, L. In: THOMPSON, A.C. **The science of allelopathy.** Washington, D.C.: American Chemical Society, 1985. p.133-147.
- FISCHER, N.H. The function of mono and sesquiterpenes as plant germination and growth regulators. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.S. **The science of allelopathy.** New York: John Wiley & Sons, 1986. p.203-218.

- FISCHER, N.H.; WILLIAMSON, G.B.; WEIDENHAMER, J.D.; RICHARDSON, D.R. *In search of allelopathy in the Florida scrubs: the role of terpenoids.* **Journal of Chemical Ecology**, v.20, n.6, p.1355-1380, 1994.
- FRIEDMAN, J.; WALLER, G.R. *Seeds as allelopathic agents.* **Journal Chemical Ecology**, v.9, p.1107-1117, 1983.
- FUERST, E.P.; PUTNAM, A.R. *Separating the competitive and allelopathic components of interference: theoretical principles.* **Journal Chemical Ecology**, v.9, p.937-944, 1983.
- GERSHENZON, J.; CROTEAU, R. *Terpenoids.* In: ROSENTHAL, G. A; BERENBAUM, M.R. eds. **Herbivores their interactions with secondary metabolites.** New York: Academic Press, 1991. p.165-219.
- GERSHENZON, J. *The cost of plant chemical defenses against herbivory: a biochemical perspective.* In: BERNAYS, E.A. ed. **Plant - insect interactions.** Florida: CRC Press Boca Roton, 1993. v.5, p.105-173.
- GLASS, A. D. M.; DUNLOP, J. *Influence of phenolic acids on ion uptake. IV. depolarization of membrane potential.* **Plant Physiology**, v.54, p.855-858, 1974.
- GRANT, E.A.; SALLANS, W.G. *Influence of plant extracts on germination and growth of eight forage species.* **Journal British Grassland Society**, v.19, n.2, p.191-197, 1964.
- HALE, M.G.; ORCUTT, D.M. **The physiology of plants under stress.** New York: John Wiley & Sons, 1987. 206p.
- HALL, A.B.; BLUM, V.; FITES, R.C. *Stress modifications of allelopathy of **Helianthus annuus** L. debris on seed germination.* **American Journal of Botany**, v.69, p.776-783, 1983.
- HARBONE, J.B. **Comparative biochemistry of the flavonoids.** New York: Academic Press, 1967. 320p.

- HARBONE, J.B. *Recent advances in chemical ecology. National Productivity Report*, v.3, p.323-344, 1986.
- HARPER, J.R.; BALKE, N.E. Characterization of the inhibition of k^+ absorption in oat roots by salicylic acid. **Plant Physiology**, v.68, n.6, p.1349-1353, 1981.
- HEJL, A M.; EINHELLIG, F.A; RASMUSSEN, J.A . Effects of juglone on growth photosynthesis, and respiration. **Journal of Chemical Ecology**, v.19, n.3, p.559-568, 1993.
- HENDRICKSON, J.B. **The molecules of nature**. New York: Benjamim, 1965. 342p.
- KOEPPE, D.E.; SOUTHWICK, L.M.; BITTEL, J.E. The relationship of tissue chlorogenic acid concentrations and leaching of phenolics from samflowers grown under varying phosphorus nutrients conditions. **Canadian Journal of Botany**, v.54, p.593-599, 1976.
- KUO, Y.L.; CHOU, C.H.; HU, T.W. Allelopathic potential of *Leucaena leucocephala*. **Leucaena Research Report**, v.3, p.65-70, 1982.
- LANGENHEIM, J.H. Plant resins. **American Scientist**, v.78, p.16-24, 1990.
- LANGENHEIM, J.H. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. **Journal Chemical Ecology**, v.20, n.6, p.1223-1282, 1994.
- LEATHER, G.R. Sunflowers (*Helianthus annuus*) are allelopathic to weeds. **Weed Science**, v.31, p.37-42, 1983.
- LEE, I.K.; MONSI, M. Ecological studies on *Pinus densiflora* forest. I- Effects of plant substances on the florestic composition of the undergrowth. **Botanical Magazine**, v.76, p.400-413, 1963.

- LIU, D.L.; LOVETT, J.V. *Biologically active secondary metabolites of barley. II - Phytotoxicity of barley allelochemicals. Journal of Chemical Ecology*, v.19, n.10, p.2231-2244, 1993.
- LORENZI, H. *Plantas daninhas do Brasil: Terrestres, aquáticas, parasitas, tóxicas e medicinais*. Nova Odessa: Ed. Plantarium Ltda, 1991. 440p.
- LOTINA-HENNSEN, N.B.; BERNAL-MORALES, E.; VIVAR, A R.; PEREZ, A L.C.; CASTRO, A R.; AGUILLAR-MARTINEZ, M. *Inhibition of oxigen evolution by zaluzanin C. Journal of Chemical Ecology*, v.18, n.1, p.1891-1990, 1992.
- LOVETT, J.V. *Allelopathy: the Australian experience*. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.S. (Eds). *The science of allelopathy*. New York: John Wiley & Sons, 1986. p.75-99.
- LUU, K.T.; MATCHES, A.G.; PETERS, E.J. *Allelopathic effects on tall fascue on birdsfoot trefoil as influence by fertilization and seasonal changes. Agronomy Journal*, v.74, n.5, p.805-808, 1982
- MEDEIROS, A.R.M.; CASTRO, L.A.S.; LUCCHESI, A.A. *Efeitos alelopáticos de algumas leguminosas e gramíneas sobre a flora invasora. Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz*, v.47, n.1, p.1-10, 1990.
- MILLER, D.A. *Allelopathic effects of alfafa. Journal Chemical Ecology*, v.9, n.8, p.1059-1072, 1983.
- MÜLLER, C.H.; MÜLLER, W.H.; HAINES, B.L. *Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. Science*, v.143, p.471-473, 1964.
- MÜLLER, C.H. *The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetation composition. Bulletin of Torrey Botanical Club*, v.39, n.4, p.322-351, 1966.

- MÜLLER, C.H.; HANAWATT, R.B.; McPHERSON, J.K. Allelopathic control of herbs growth in the fire cycle of California chaparral. **Bulletin of Torrey Botanical Club**, v.95, p.225-231, 1968.
- MÜLLER, C.H. Allelochemical mechanisms in the inhibition of herbs by Chaparral shrubs. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.S. eds. **The science of allelopathy**, New York: John Wiley & Sons, 1986. p.189-199.
- NEISH, A.C. **Biochemistry of phenolic compounds**. New York: Academic Press, 1964. 295p.
- PAULINO, V.T.; SANCHEZ, M.J.F.; WERNER, J.C.; GONÇALVES, M.A.Z. Efeito alelopático do Eucaliptus no desenvolvimento de forrageiras. **Revista de Agricultura**, v.62, n.1, p.17-35, 1987.
- PUTNAM, A.R.; DUKE, W.B. Allelopathy in agroecosystems. **Annual Review of Phytopathology**, v.16, p.431-451, 1978.
- PUTNAM, A.R.; DeFRANK, J. Use of allelopathic cover to inhibit weeds. In: CONGRESS PLANT PROT, 1981, Minneapolis. **Proceedings...** Minneapolis, 1981. p.508-582.
- PUTNAM A.R.; TANG, C.S. Allelopathy : state of the science. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.S. eds. **The science of allelopathy**. New York: John Wiley & Sons. 1986. p.1-19.
- PUTNAM, A.R. Allelopathy; a break in weed control?. **American Fruit Grower**, v.103, n.6, p.10. 1983.
- RAO, A.S. Roots flavonoids. **The Botanical Review**, v.56, n.1, p.1-55, 1990.
- RIETVETD, W.J. Allelopathic effects of juglone on germination and growth of several herbaceous and woody species. **Journal Chemical Ecology**, v.29, p.295-308, 1983.

- RICE, E.L. **Allelopathy**. New York: Academic Press, 1974. 353p.
- RICE, E.L. **Allelopathy**. New York: Academic Press, 1979a. 353p.
- RICE, E.L. *Allelopathy: an update*. **Botanical Review**, v.45, p.15-109, 1979b.
- RICE, E.L.; LIN, C.Y.; HUANG, C.Y. *Effects of decaying rice straw on growth and nitrogen fixation of a bluegreen alga*. **Botanical Bulletin**, v.20, p.111-117, 1980.
- RICE, E.L.; LIN, C.Y.; HUANG, C.Y. *Effects of decomposing rice straw on growth of and nitrogen fixation by Rhizobium*. **Journal of Chemical Ecology**, v.17, p.333-344, 1981.
- RICE, E.L. **Allelopathy**. New York: Academic Press, 1984. 422p.
- RICE, E.L. *Allelopathy: an overview*. In: WALLER, G.R. **Allelochemical, role in agriculture and forestry**. Washington, D.C.: American Chemical Society, 1987. p.7-22. (ACS. Symposium Series, 330).
- RICE, E.L. *Allelopathic effects on nitrogen cycling*. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. p.31-58.
- RIZVI, S.J.H.; MUKERJI, D.; MATHUS, S.N. *A new repost on a possible source of natural herbicide*. **Indian Journal of Experimental Biology**, v.18, p.777-778, 1980.
- RIZVI, S.J.H.; SINHA, R.C.; RIZVI, V. *Implications of mimosine allelopathy in agroforest*. In: WORLD CONGRESS FORESTRY, 19th, 1990, Montreal. **Proceedings...** Montreal: IUFRO, 1990. p.22-27.
- RIZVI, S.J.H.; HAQUE, H.; SING, V.K.; RIZVI, V. *A discipline called allelopathy*. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. eds. **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. Cap. 1. p.1-10.

- ROBINSON, T. *The organic constituents of higher plants*. 2.ed. Minneapolis: Burgess. 1967. 298p.
- RODRIGUES, L.R.A.; RODRIGUES, T.J.D.; REIS, R.A. *Alelopatia em plantas forrageiras*. Jaboticabal: FUNEP, 1992. 18p.
- RODRIGUES, L.R.A.; ALMEIDA, A.R.P.; RODRIGUES, T.J.D. *Alelopatia em forrageiras e pastagens*. In: SIMPÓSIO SOBRE ECOSSISTEMAS DE PASTAGENS, 2., 1993, Jaboticabal. *Anais...* Jaboticabal: FUNEP/ FCAV, 1993. p.100-129.
- SAJISE, P.E.; LALES, J.S. Allelopathy in a mixture of congo (*Imperata cylindrica*) and *Stylosanthes guianensis*. *Journal of Biology*, v.4, p.155-164, 1975.
- SMITH, A.E. Increasing importance and control of mayweed chamomile in forage crop. *Agronomy Journal*, v.79, n.4, p.657-660, 1987.
- SMITH, A.E. Allelopathic influence of certain pasture weeds. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 16., 1989, Nice. *Proceedings...*Nice, 1989a. p.744-748.
- SMITH, A.E. The potential allelopathic characteristics of bitter sneezeweed (*Helenium amarum*). *Weed Science*, v.37, p.665-669, 1989b.
- SMITH, A.E. Interference with loblolly pine (*Pinus taeda*) seedling growth by three grass species. *Weed Technology*, v.3, n.4, p.696-698, 1989c.
- SMITH, A.E. Potential allelopathic influence of certain pasture weeds. *Crop Protection*, v.9, n.6, p.410-414, 1990.
- SMITH, A.E., MARTIN, D.L. Allelopathic characteristics of three coop-season grass in the forage ecosystems. *Agronomy Journal*, v.8, n.2, p.243-246, 1994.

- SNELL, F.J.; QUIGLEY, P.E. Allelopathy of endophyte in perennial ryegrass residues on young subterranean clover plants. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., 1993 Queensland. **Proceedings...** Queensland, 1993. p.343-344.
- SOUZA-FILHO, A.P.S. **Potencialidades alelopáticas envolvendo gramíneas e leguminosas forrageiras e plantas invasoras de pastagens.** Jaboticabal: FACS/UNESP, 1995. 137p. Tese de Doutorado.
- SOUZA FILHO, A.P.S.; RODRIGUES, L.R.A.; RODRIGUES, T.J.D. Efeitos de extratos aquosos de assa-peixe sobre a germinação e o alongamento da radícula de três espécies de braquiária. **Planta Daninha**, v.14, n.2, p. 93-101, 1996.
- SOUZA FILHO, A.P.S.; RODRIGUES, T.J.D.; RODRIGUES, L.R.A. Allelopathic interaction among forage grasses and legumes. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 18., 1997, Manitoba Saskatoon. **Proceedings...** Canada, 1997a. p. 61-62.
- SOUZA FILHO, A.P.S.; RODRIGUES, L.R.A.; RODRIGUES, T.J.D. Inibição da germinação e alongamento da radícula de invasoras de pastagens pelos extratos aquosos de gramíneas forrageiras tropicais. **Pasturas Tropicais**, v.19, n.1, p.45-50, 1997b.
- SOUZA-FILHO, A.P.S.; RODRIGUES, L.R.A ; RODRIGUES, T.J.D. Efeitos do potencial alelopático de três leguminosas forrageiras sobre três invasoras de pastagens. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.32, n.2, p.165-170, 1997c.
- SZCZEPANSKI, A.J. Allelopathy as a mean of biological control of water weeds. **Aquatic Botany**, v.3, p.193-197, 1977.

- SWAIN, T. Secondary compounds as protective agents. **Annual Review of Plant Physiology**, v.28, p.479-501, 1977a.
- SWAIN, T. Allelopathy as a means of biological control of water weeds. **Aquatic Botany**, v.3, p.193-197, 1977b.
- TANG, C.S.; CAI, W.F.; KOHL, K.; NISHIMOTO, R.K. Plant stress and allelopathy. In: INDERSIT, K.M.M.; EINHELLIG, F.A. eds. **Allelopathy: organisms, processes and applications**. Washington, D.C.: American Chemical Society. 1995. p.142-157 (ACS. Symposium Series, 582).
- TAWATA, S.; HONGO, F. Mimosine allelopathy of *Leucaena*. **Leucaena Research Report**, v.8, p.40-41, 1987.
- TAYLORSON, R.B.; HENDRICKS, S.B. Dormancy in seeds. **Ann. Rev. Plant Physiol.**, v.28, p.331-354, 1977.
- VAN-DAM, N.M.; MEIJDEN, E.V.D.; VERPOORTE, R. Induced responses in three alkaloids-containing plant species. **Oecologia**, v.95, n.3, p.425-430, 1993.
- WALLER, G.R. Biochemical frontiers of allelopathy. **Biologia Plantarum**, v.36, n.6, p.418-447, 1989.
- WARDLE, D.A. Allelopathic in New Zealand pasture grassland ecosystem. **New Zealand Journal Experimental Agriculture**, v.15, p.243-255, 1987.
- WARDLE, D.A.; AHMED, M.; NICHOLSON, K.S. Allelopathic influence of nodding thistle (*Carduus nutans* L.) seeds on germination and radicle growth of pasture plants. **New Zealand Journal Agriculture Research**, v.34, n.2, p.185-191, 1991.
- WARDLE, D.A.; NICHOLSON, K.S.; RAHMED, A. Influence of pasture grass and legumes swards on seedling emergence and growth of *Carduus nutans* L. and *Cirsium vulgare* L. **Weed Research**, v.32, n.2, p.119-128, 1992.

- WARDLE, D.A.; NICHOLSON, K.S.; RAHMAN, A. Aspects of interference between nodding thistle (*Carduus nutans* L.) and pasture grasses and legumes. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., 1993, Queensland. **Proceedings...** 1993. p.355-356.
- WENDER, S.H. Effects of some environmental stress factor on certain phenolic compounds in tabaco. **Recent Advances Phytochemistry**, v.3, p.1-29, 1970.
- WESTON, L.A.; PUTNAM, A.R. Inhibition of growth, nodulation and nitrogen fixation of legumes by quackgrass. **Crop Science**, v.25, p.561-565, 1985.
- WESTON, L.A.; PUTNAM, A.R. Inhibition of legume seedling growth residues and extracts of quackgrass (*Agropiron repens*). **Weed Science**, v.34, n.3, p.366-372, 1986.
- WHITTAKER, R.H.; FENNY, P.P. Allelochemies: Chemical interation between species. **Science**, v.171, p.757-770, 1971.
- WILLIAMSON, G.B.; RICHARDSON, D.R.; FISCHER, W.H. Allelopathic mechanism in fire-prone commmunities. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. p.59-75.
- WINK, M. Plant breeding: importance of plant secondary metabolites for protection against pathogens and herbovires. **Theoretical Applied Genetics**, v.75, p.225-233, 1988.
- WINK, M.; TWARDOWSKI, T. Allelochemical properties of alkaloids. Effects on plants, bacteria and biosynthesis. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. eds. **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. Cap. 10, p.129-150.
- YOUNG, C.C., BARTOLOMEW, D.P. Allelopathy in grass-legumes association. I-Effects of *Hemarthria altissima* (Poir) Stapf. and Hubb. Root residues on the growth of *Desmodium intortum* (Mill) Urb. and *Hemarthria altissima* in a tropical soil. **Crop Science**, v.21, p.770-774, 1981.



*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Ministério da Agricultura e do Abastecimento
Centro de Pesquisa Agroflorestal da Amazônia Oriental
Trav. Dr. Enéas Pinheiro s/n, Caixa Postal 48,
Telex (091) 1210, Fax (091) 226-9845 CEP 66017-970,
e-mail: cpatu@cpatu.embrapa.br*

