

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Amazônia Oriental
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

Alelopatia

Princípios Básicos e Aspectos Gerais

Editores Técnicos

Antônio Pedro da Silva Souza Filho
Sérgio de Mello Alves

Belém, PA
2002

Capítulo 3

Função dos Agentes Alelopáticos nas Plantas

Antonio Pedro da Silva Souza Filho, Sérgio Mello Alves

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).

Por mais de 100 anos, os biólogos e químicos tentam responder a questão por que as plantas investiam tanta energia e cuidados na formação desses produtos secundários. Algumas vezes acreditavam-se que se tratavam de produtos perdidos ou substâncias inúteis. Porém, mais recentemente, reconhece-se que esses metabólitos secundários desempenham importante papel na ecologia de plantas e são cruciais para a sua sobrevivência e aptidão (Harbone, 1986; Wink, 1988). As principais funções parecem estar relacionadas à defesa contra microorganismos (como fungos, bactérias e vírus), animais fitófagos (como os nematóides, insetos, moluscos e vertebrados) e contra a competição entre plantas (Waller, 1989; Wink & Twardowski, 1992). Em comunidades de plantas, a consequência mais significativa da alelopátia é a modificação no padrão da população e na densidade da vegetação (Rice, 1974; Smith, 1989).

Os produtos secundários das plantas são biossintetizados em várias organelas celulares, porém são estocados em estruturas secretoras especializadas – como ductos, vacúolos, 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 dos 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). Corcuera et al. (1992) mostram que os ácidos hidroxâmicos ou gramina quando são adicionados em folhas de cevada e trigo, a taxa de crescimento populacional de afídios sobre essas folhas também decresce. Segundo ainda esses autores, tal efeito está associado à presença dos compostos nos tecidos onde os afídios normalmente se alimentam, e que a concentração dos compostos nesses tecidos é suficiente para causar efeitos sobre os afídios.

Na Tabela 1 estão listadas algumas classes de substâncias alelopáticas que apresentam algum tipo de envolvimento na defesa da planta contra diferentes agentes externos, enquanto na Fig. 1 são apresentadas as fórmulas estruturais correspondentes a várias substâncias listadas na Tabela 1. Quase todas as classes de agentes alelopáticos têm mais do que uma função defensiva na planta. Isso se explica pelo fato de que muitos deles exercem suas atividades fisiológicas em nível celular. Assim, esses compostos podem ser efetivos ao mesmo tempo contra fungos, plantas, insetos e mamíferos, dependendo da taxa de translocação e detoxificação (Swain, 1977).

Tabela 1. Classes de aleloquímicos e substâncias com atividades alelopáticas envolvidas na defesa de plantas.

Classes	N. de estruturas conhecidas	Exemplo	Fornece proteção contra
Acetilenos	750	Wierona(I)?	Fungo
Alcalóides	4500	Lupanina (II)	Mamíferos
Aminoácidos	250	Canavanina (III)	Insetos
Carotenóides	300	β - Caroteno	Protetor de luz
Cumarinas	150	Escopoletina (IV)	Fungo
Glucosídeos			
Cianogênicos	50	Linamarina (V)	Molúsculos
Flavonóides	1200	Procianidina (Taninos) (VI)	Insetos
Glucosinatos	80	Sinigrina (VII)	Insetos
Lignanas (?)	50	Excelsina (VIII)	Insetos
Lipídios	100	Gorduras	Fungos
Ácidos fenólicos	100	Ácido vanílico (IX)	Plantas
Policetídeos	500	Hircinol (X)	Fungos
Quinonas	200	Juglona (XI)	Plantas
Terpenos	1100	Glaucolida-A (XII)	Insetos
Esteróides	600	Ecdisonas	Insetos
Miscelaneas	500	Tuliposida (XIII)	Fungos
Proteínas	?	Lecitinas	Insetos
Polissacarídeos	?	Polissacarídeos acilados	Fungos
Outros Polímeros	/	Quitina	Fungos

Fonte: Swain (1977).

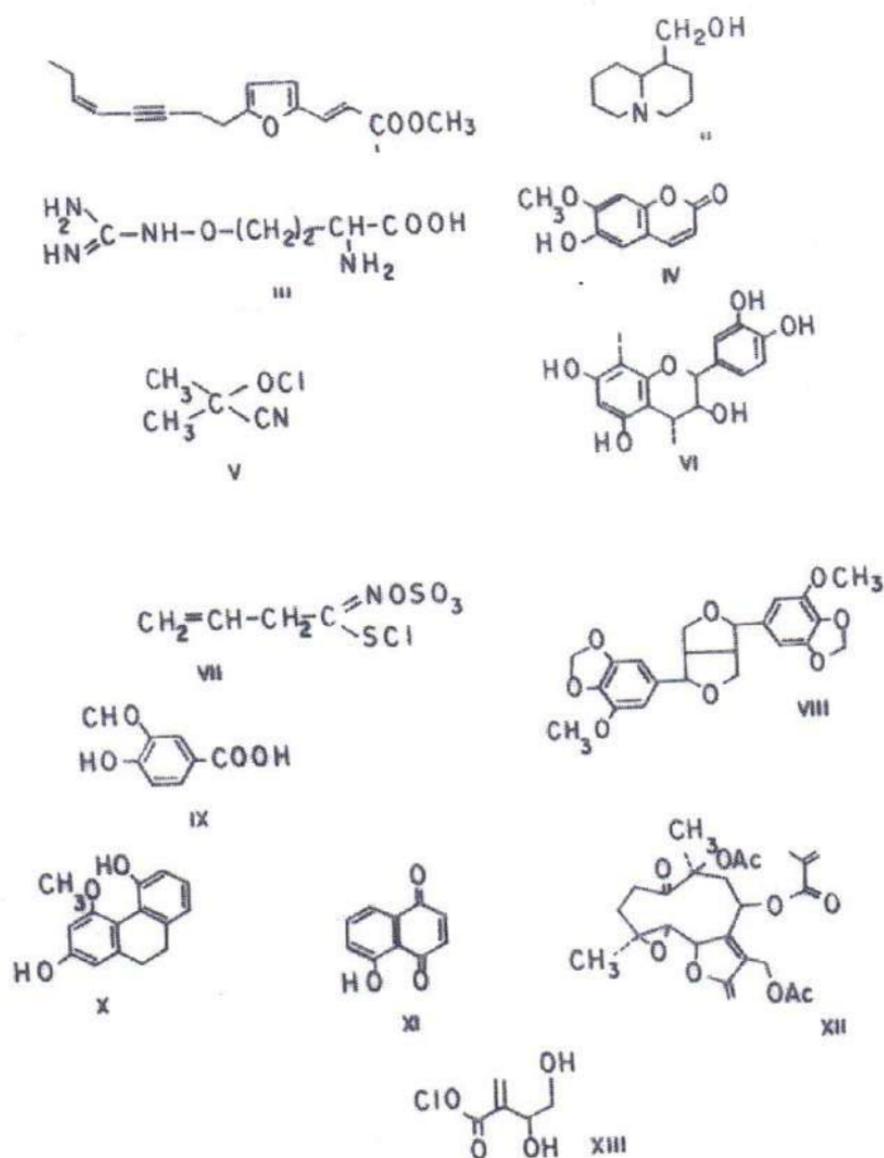


Fig. 1. Fórmulas estruturais de produtos secundários com atividade de proteção, apresentados na Tabela 1.

Fonte: Swain (1977).

Os mecanismos de defesa das plantas podem se manifestar tanto na superfície das plantas, como na parede celular ou dentro da própria célula. É muito provável que a superfície das plantas desempenhem papel importante na defesa contra os agentes não patógenos. Essa defesa pode se manifestar tanto pela presença de barreiras físicas, como pela presença de trichomes, ou pela ação de substâncias potentes de defesa (Levin, 1971a).

A parede celular é indubitavelmente a mais importante linha de defesa contra parasitas. Até recentemente, acreditava-se que variações na composição de polissacarídeos da parede celular poderiam determinar a especificidade de reação entre hospedeiro e parasitas. Recentemente, tem sido mostrado que os polissacarídeos da parede celular estão acilados com ácidos hidroxí aromáticos, especialmente o ácido ferúlico (Hartley, 1973). Exame de fragmentos da parede celular, isolados em meio neutro, sugere que a acilação é feita principalmente sobre as fibras da celulose e que quanto maior o grau de esterificação menor a fração da parede que é representada pela celulose e outros carboidratos. Parece, desta maneira, que a parede celular representa um mecanismo de defesa primitiva contra patógenos e, talvez, contra certos herbívoros.

Quase todos os produtos secundários mostram alguma atividade antibiótica (Mitschner, 1975), porém é difícil determinar o efeito total da mistura normal das substâncias as quais existem na célula. Os patógenos tornam-se mais benígnos na presença de altas concentrações de açúcar e isso afeta o potencial antibiótico de outras substâncias. As informações disponíveis indicam que muitos dos compostos secundários presentes nas células aumentam enormemente a concentração sob infecção, mesmo onde sua atividade antibiótica, contra a invasão de patógenos, seja baixa (Kue, 1972).

O mais importante grupo de metabólitos secundários de defesa das plantas são os taninos (Bate-Smith, 1975; Rohringer & Samborski, 1967; Swain, 1965). Eles são antibióticos potentes. Onde ocorrem em grandes quantidades podem mudar completamente um ambiente. Por exemplo, a baixa produtividade observada em certas áreas tropicais é atribuída às altas concentrações de taninos nas plantas, as quais levam a uma baixa taxa de decomposição das folhas (Janzen, 1974). Em espécies arbóreas temperadas, os taninos e as substâncias fenólicas liberadas preservam a parte central da madeira da decomposição pelos fungos e inibem a hidrólise extracelular dos patógenos, prevenindo, desta maneira, o desenvolvimento rápido dos fungos na planta (Levin, 1971b; Shingo & Hillis, 1973).

Tem sido demonstrado que os terpenóides estão envolvidos em múltiplas funções ecológicas nas plantas, tais como proteção contra o ataque de herbívoros e doenças microbianas, e no fenômeno que envolve a alelopatia. Essa classe de metabólito é encontrada particularmente em certas espécies de Umbelliferae e Pinaceae. Muitos monoterpenos são apresentados como potentes inibidores da germinação de sementes e crescimento de muitas espécies de plantas. Os mecanismos pelos quais os monoterpenos afetam a germinação ainda não são conhecidos. Entretanto, efeitos de monoterpenos sobre a respiração mitocondrial e taxa de transporte de elétrons têm sido mencionado (Abraham et al., 2000; Peñuelas et al., 1996).

As fitoalexinas são outro importante grupo de metabólitos secundários a desempenhar papel de defesa nas plantas (Kue, 1972). Esses compostos têm a capacidade de inibir o desenvolvimento de patógenos, porém são apenas formados ou ativados quando os patógenos entram em contacto com as células do hospedeiro, ou seja, são produzidas pós-infecção. As fitoalexinas são toxinas não específicas, e a diferença entre resistência e suscetibilidade do hospedeiro diminui com a

velocidade de formação dos antibióticos (Alsatt & O'Dowd, 1976). Sua síntese pode ser induzida por uma variedade de patógenos e não-patógenos, incluindo vírus, por diferentes tipos de substâncias químicas e pelo mecanismo de danos (Kue, 1972). Como exemplo desse aspecto, em frutos de mamão papaia Echieverri et al. (1997) isolaram uma nova fitoalexina, a danielona (3',5'-dimetoxi-4'-hidroxi-(2-hidroxi) acetofenona. A substância evidenciou alta atividade contra o fungo *Colletotrichum gloesporioides*, um fungo patógeno da papaia. As fitoalexinas são ainda isoladas quando as plantas são submetidas a condições abióticas tais como radiação ultravioleta, congelamento e a metais pesados como o cobre (Osman & Fett, 1983). Recentemente, fenalenona, uma fitoalexina, foi isolada de raízes de *Musa acuminata* infectada pela espécie de nematóide *Radopholus similis* (Binks et al. 1997). Pedras & Smith (1997) identificaram e isolaram a sinalexina, uma fitoalexina produzida por mostarda branca (*Sinapis alba*) em condições bióticas e abióticas adversas. Em geral, fatores como o tempo, taxa de acumulação e relativa quantidade das fitoalexinas desempenham papel importante na resistência das plantas à invasão por patógenos (Dixow et al. 1994).

Pedras et al. (2000) revisaram a biossíntese de diversas fitoalexinas, em diferentes crucíferas e seus precursores. No esquema apresentado na Fig. 2, é sumarizada a biossíntese de algumas dessas substâncias. O esquema mostra que o aminoácido L- triptofano (56) é o precursor biogenético de muitas dessas fitoalexinas. Triptofano é biossintetizado do ácido antranílico (55) via rota do chiquimato, sendo esse ácido precursor da fitoalexina camalexina (23). Além do triptofano (56), o precursor da brassinina (1) é o indol isotiocianato (58). Na verdade, os indol glucosinolatos, tais como as glucobrassicinas (57) são também biossintetizados do L-triptofano e são conhecidos por dar o respectivo isotiocianato sobre a hidrólise enzimática seguida por um tipo de perda e rearranjo. Apesar do esquema

(Fig. 2), é provável que brassinina (1) derive, via isotiocianato (58), do glucobrassicina (57), embora um intermediário não possa ser excluído. Naturalmente que a biossíntese das fitoalexinas são mais complexas e envolvem a participação de diferentes rotas biossintéticas e de diferentes precursores. Em toda a sua complexidade, muito precisa ser elucidado com vista ao total entendimento da biossíntese dessas substâncias

As fitoalexinas podem ser agrupadas em três categorias químicas: Fenóis, isoprenos e poliacetilenos. Os fenóis são derivados da rota do chiquimato, os isoprenos (mono-, di-, e sesquiterpenos) da rota do acetato – ácido mevalônico, e os poliacetilenos da condensação do acetato. O termo fitoalexina foi primeiramente proposto por Muller em 1949 (Pedras et al. 2000) e, desde então provavelmente menos de cem fitoalexinas já foram isoladas e identificadas de aproximadamente 200 espécies de plantas, abrangendo 20 famílias. Muitas fitoalexinas são fitotóxicas, e o potencial de uso extraído de fitoalexinas tem sido sugerido como herbicidas. Diversas estruturas químicas de algumas fitoalexinas são mostradas na Fig. 3. Essas fitoalexinas são provenientes de várias famílias: Orizolexina A do arroz (*Oryza sativa* L.), Gramineae; faseolina do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), Leguminosae; micosinol, Compositae; rishitina da batata (*Solanum tuberosum* L.), Solanaceae; magnolol da *Cercidiphyllum japonicum*, Cercidiphyllaceae; e gossipol do algodão (*Gossypium hirsutum* L.), Malcaceae. As fitoalexinas podem ser degradadas por enzimas de plantas, mas as enzimas patogênicas bacterianas e fúngicas que metabolizam fitoalexinas podem diminuir este mecanismo de defesa. Recentemente, nove fungos patogênicos de alfafa (*Medicago sativa* L.) demonstraram ser capazes de metabolizar o pterocarpanoide alfafa fitoalexinas (-) – maackiain e (-) – medicarpina em múltiplos produtos.

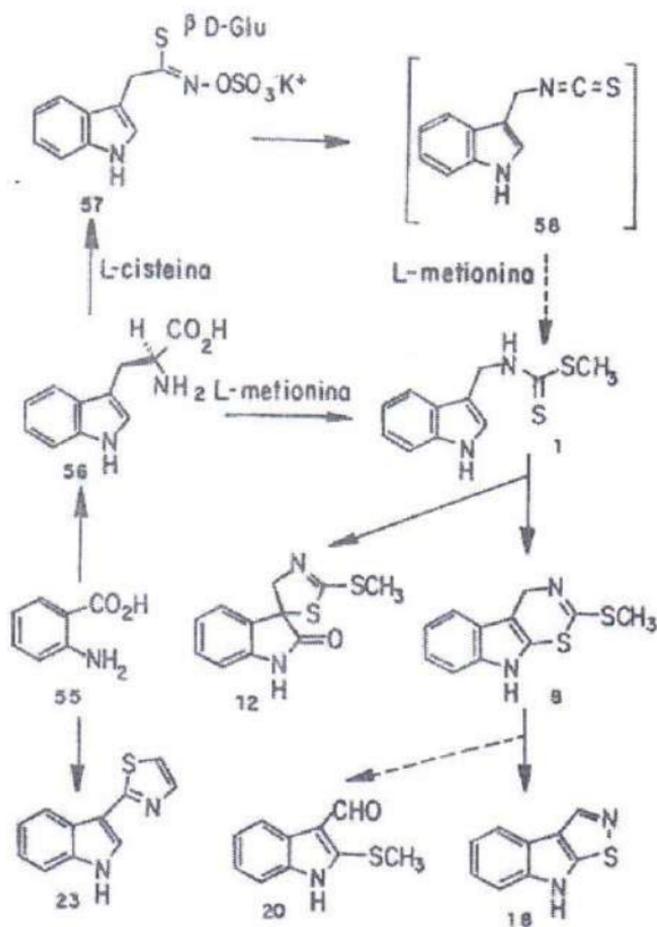


Fig. 2. Rota biossintética de produção de algumas fitoalexinas.

Fonte: Pedras et al. (2000).

Alelopatia
Princípios Básicos e Aspectos Gerais

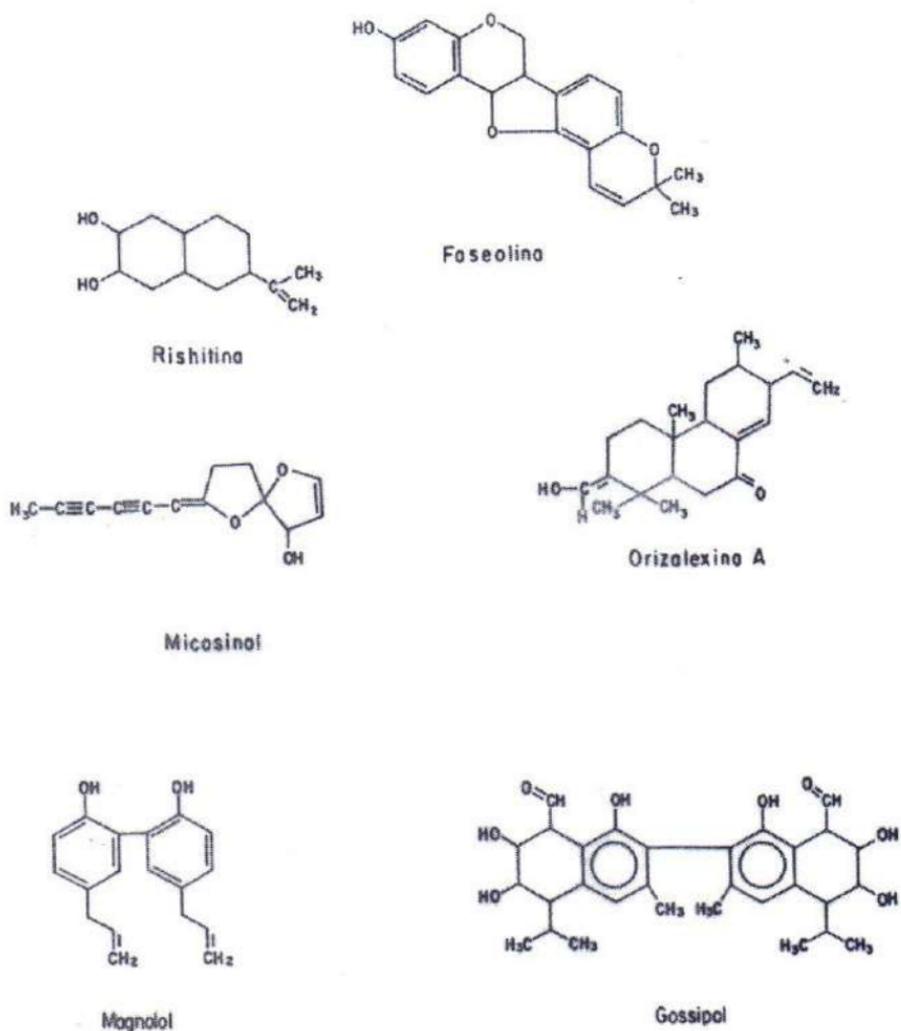


Fig. 3. Estruturas químicas de algumas fitoalexinas.

Fonte: Hoagland (1999).

Ultimamente, tem sido apresentado que certos peptídios e frações glicoprotéicas de patógenos estimulam a formação das fitoalexinas, no entanto, esse mecanismo ainda não está bem claro (Albershein & Anderson-Prouty, 1975). A formação das fitoalexinas tem sido mostrada por ser aumentada por fatores ambientais como altas temperaturas e dias curtos, porém é independente da intensidade de luz (Cruckshank et al. 1974).

As informações mais recentes mostram que cada planta produz uma fitoalexina específica. A atividade dessas depende não apenas de sua velocidade de síntese mas também de sua taxa de retorno. Apenas algumas substâncias têm sido identificadas como fitoalexinas. A grande maioria é pterocarpanas e isoflavanas (Fisch et al. 1973; Stroessl et al. 1976).

Papel da Alelopatia na Resistência às Doenças

Na literatura, raramente o termo alelopatia é usado em relação à patologia de plantas. Entretanto, os agentes alelopáticos parecem estar envolvidos com o desenvolvimento e a morfogênese dos fungos, antagonismo do patógeno e do hospedeiro, desenvolvimento de sintomas da doença e resistência da planta hospedeira ao fungo (Bell, 1977).

A maioria das substâncias envolvidas na resistência das plantas hospedeiras aos patógenos pertencem à categoria dos fitoncídios. Esses estão geralmente divididos em duas categorias: a) substâncias secundárias geralmente presentes no hospedeiro, as quais podem aumentar em função da infecção; e b) fitoalexinas, novas substâncias formadas apenas após a infecção (Rice, 1984).

Muitas plantas produzem substâncias tanto antes como após a infecção por certos patógenos, as quais conferem às plantas a capacidade de resistir às doenças causadas por patógenos (Bell, 1974; Swain, 1977). Algumas substâncias alelopáticas que

têm estado envolvidas em outros aspectos de alelopatia têm apresentado papel importante em determinada instância na resistência de plantas às doenças.

Existe na literatura um conjunto de informações relativas à participação de determinadas classes ou mesmo de substâncias alelopáticas na resistência das plantas às doenças. Um bom exemplo são os taninos, os quais têm sido apresentados como importantes na resistência de algumas plantas à infecção por fungos, pelo seu papel inibitório para fungos parasitas (Cruickshank & Perrin, 1974). Os taninos desempenham ainda importante papel na prevenção de infecção das plantas por vírus. Esse efeito foi documentado por Cadman (1959), ao estudar as folhas de framboesa.

O papel protetor exercido pelos taninos na resistência das plantas aos patógenos parece estar associado ao fato de os taninos serem inibitórios à germinação dos esporos e ao crescimento das hifas, especialmente com relação aos taninos condensados (Somers & Harrison, 1967).

Grosjean (1950) encontrou que a casca de *Populus canadicans* contém substâncias com atividade fungicida, e que essas substâncias podem ser isoladas pela extração com água quente. Em estudos posteriores desenvolvidos com a mesma espécie (*P. canadicans*) Klöpping & Van Der Kerk (1951) identificaram várias substâncias fúngicas incluindo pirocatecol, salicina, saligenina, ácido salicílico, provavelmente benzil gentisato. Em estudos subseqüentes envolvendo várias espécies de *Populus*, conhecidas por conterem agentes fungicidas na casca, Hubbes (1962) isolou dois principais agentes fungicidas, um dos quais foi identificado como pirocatecol. Estudos recentes desenvolvidos por Baar et al. (1994), com a gramínea *Deschampsia flexuosa*, envolvendo o uso de extratos aquosos da parte aérea e das raízes indicaram que os extratos preparados a partir da parte aérea da planta tinham efeitos inibitórios sobre a taxa de crescimento dos fungos *Loccacia proxima*,

Paxillus involutus e *Rhizopogon luteolus*. Comparativamente, os extratos da parte aérea continham de três a cinco vezes mais substâncias de alto peso molecular, ácidos alifáticos e fenóis do que os extratos de raízes.

Os fenóis parecem também desempenhar importante papel como agente de defesa das plantas. Um dos exemplos bem conhecidos da ação de proteção exercida pelos fenóis, que são produzidos antes da infecção, é a resistência da cebola à infecção provocada pelo *Colletotrichum circinans* (Farkas & Kiraly, 1962). A resistência das variedades de cebola está correlacionada aos pigmentos vermelhos e amarelo da camada fina dos bulbos da cebola. Esses pigmentos são flavonas e antocianinas, os quais não são inibitórios ao patógeno, porém ácido protocatequínico e catecol ocorrem em associação com eles. Esses fenóis são solúveis em água, e difundem-se da camada de células mortas da camada fina do bulbo e inibem a germinação dos esporos e a penetração das hifas do patógeno.

Existem numerosos exemplos mostrando que a produção de substâncias com características de proteção aumentam após a infecção. A exemplo disso, Hughes & Swain (1960) mostraram aumento de 10 a 20 vezes na concentração da escopolina e aumento de 2 a 3 vezes no conteúdo do ácido clorogênico em batata infectada com *Phytophthora infestans*. Aumentos na concentração de substâncias fenólicas são apresentados como resultado da infecção de folhas de arroz por *Piricularia oryzae* e *Helminthosporium* sp. das folhas de *Paulownia tomentosa* por *Gloeosporium kawakaniei*, das folhas e cascas da maçã por *Venturia inalqualis* e *Podosphaera leucotricha* e das raízes de batata-doce por *Ceratocystis fimbriata* (Cruickshank & Perrin, 1974).

Lovett & Houlton (1995) revisaram o papel dos aleloquímicos na defesa de plantas de cevada contra o ataque de patógenos. Substâncias como as hordatinas e o alcalóide indol

apresentaram atividades antifúngicas. Essas substâncias e alguns de seus derivados apresentaram capacidade para inibir a germinação dos esporos de um número de fungos, em concentrações tão baixas quanto 10^{-5} M.

Peeters et al. (1990) estudaram 40 acessos de cevada originárias da Espanha e do Nepal, em relação às suas resistências à *Erysiphe graminis borderi*. Os resultados indicaram consideráveis variações na resistência, porém, os autores observaram, em particular, que o grau de resistência dentro do genótipo variou em função do tempo, e que o material, o qual foi completamente resistente em um dado ambiente, poderia ser completamente susceptível em outro. Houve minifestações de natureza dinâmica da resistência no sistema hospedeiro/patógeno.

Gramina tem sido especificamente identificada como uma substância a qual pode reduzir a infecção em folhas de cevada por *Pseudomonas syringae*. O efeito da gramina sobre o consumo de oxigênio pelo *P. syringae* foi estimulado a baixas concentrações. O crescimento da bactéria foi afetado pelas concentrações de gramina similar àquelas encontradas nas folhas da cevada.

Na Fig. 4 são apresentadas as estruturas de alguns agentes alelopáticos que estão envolvidos na defesa das plantas ao ataque de doenças.

Papel da Alelopatia na Resistência a Insetos

Muitas plantas têm algum grau de resistência a epidemias devido à presença de compostos secundários na planta (aleloquímicos). É bem conhecido que as plantas são usadas como fonte de alimentos por muitos insetos e, desta maneira, possuem barreiras contra os herbívoros (Janzen, 1981), incluindo a produção competitiva de biomassa, aspecto morfológico (por

exemplo, espinhos) e substâncias secundárias das plantas (os agentes alelopáticos ou aleloquímicos), os quais atuam como agentes de proteção contra os insetos herbívoros (Koul, 1992). As ações protetoras exercidas por substâncias químicas nas plantas podem variar desde supressora do apetite dos insetos, passando pela inibição do desenvolvimento de gônadas, como é o caso do inseto *Dystercus koenigii*, e inibição do crescimento de insetos e também a função de inseticida, como é o caso daquela exercida pelas cumarinas.

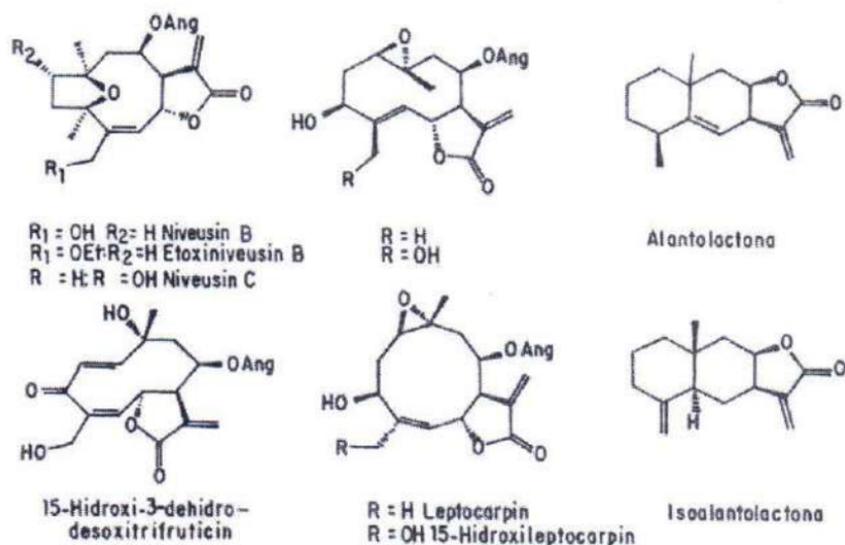


Fig. 4. Estrutura química de alguns agentes alelopáticos envolvidos na defesa de plantas a doenças.

Fonte: Macias et al. (1999).

Os aleloquímicos podem desempenhar um importante papel na interação planta-inseto e planta-herbívoros. A exemplo desse aspecto, plantas de trigo e cevada têm sido infestadas por várias espécies de afídios. Corcuera et al. (1992) mostram correlação inversa entre a concentração de ácidos hidroxâmicos ou gramina e a taxa de crescimento de populações de afídios sobre as plantas. Correlação similar foi obtida com plantas de centeio, triticale e milho, as quais também contêm ácidos hidroxâmicos (Argandoña et al., 1980).

Os metabólitos secundários das plantas podem ser um mediador da seleção do hospedeiro pelos insetos fitófagos. Os estimulantes e os inibitórios alimentares são metabólitos secundários das plantas, os quais exercem controle na escolha da planta alimento e do hospedeiro adequado. A manipulação da planta cultivada com o aleloquímico adequado é apresentada como um modelo de manejo de insetos, uma vez que esses agentes alelopáticos podem modificar o comportamento e a fisiologia dos insetos (Smith, 1990).

A gramínea *Cynodon dactylon* é uma importante forrageira em alguns países. O inseto herbívoro *Spodoptera frugiperda* vem causando significativa perda na produção dessa gramínea nos últimos anos. Entretanto, programas de melhoramento genético têm produzido várias cultivares de *C. dactylon* com resistência a esse inseto (Quisenberry & Wilson, 1985). Posteriormente, Quisenberry et al. (1988) demonstraram o envolvimento de aleloquímicos como inibitórios e/ou estimulantes como básicos da resistência do *C. dactylon* ao inseto *S. frugiperda*. Mais recentemente Quisenberry & Mohamed (1993) isolaram e identificaram nessa gramínea um estimulante alimentar, fitona, o qual foi encontrado em abundância em várias cultivares de *C. dactylon*.

Uma vez que os ácidos hidroxâmicos estão presentes nas folhas, colmos e raízes de plantas de cereais, logo, podem desempenhar importante papel na resistência dessas plantas a uma variedade de agentes externos. Niemeyer & Perez (1995) revisaram a importância dos ácidos hidroxâmicos na resistência a insetos, de diferentes tipos de cereais, tendo sido identificado, como um fator de resistência à primeira geração de larva do inseto *Ostrinia nubilalis*, uma importante praga de plantas de milho de regiões temperadas. DIMBOA, o principal ácido hidroxâmico presente no milho, e seus derivados foram preparados sinteticamente para teste de determinação da cinética da toxicidade sobre a broca do milho, *Ostrinia nubilalis*. Nos crescentes estudos com DIMBOA (0; 0,05; 0,2 e 0,5 mg/d de dieta), o tempo correto para pupação e emergência do adulto foram positivamente aumentados em função do aumento da concentração. O peso da pupa e do adulto, para machos e fêmeas, diminuíram com o aumento da concentração. O aumento da mortalidade da larva e da pupa ocorreu na maior concentração do DIMBOA, tendo havido nas concentrações de 0,2 e 0,5 mg/g de dieta diminuição do número de ovos por massa de ovo (Campos et al. 1989).

Na Fig. 5 são apresentadas as estruturas de alguns agentes alelopáticos envolvidos na resistência das plantas a insetos.

Papel da Alelopatia na Resistência a Nematóides

Conforme é comentado no capítulo 5, aleloquímicos presentes nas plantas podem ser liberados para o meio ambiente através de diferentes formas. Em função desse aspecto, existe a possibilidade de que esses agentes alelopáticos possam regular a população de nematóides no solo. Nos últimos anos, vários estudos foram desenvolvidos objetivando determinar o possível papel do exsudado radicular e dos produtos da decomposição das plantas e de seus resíduos no controle de nematóides de raízes.

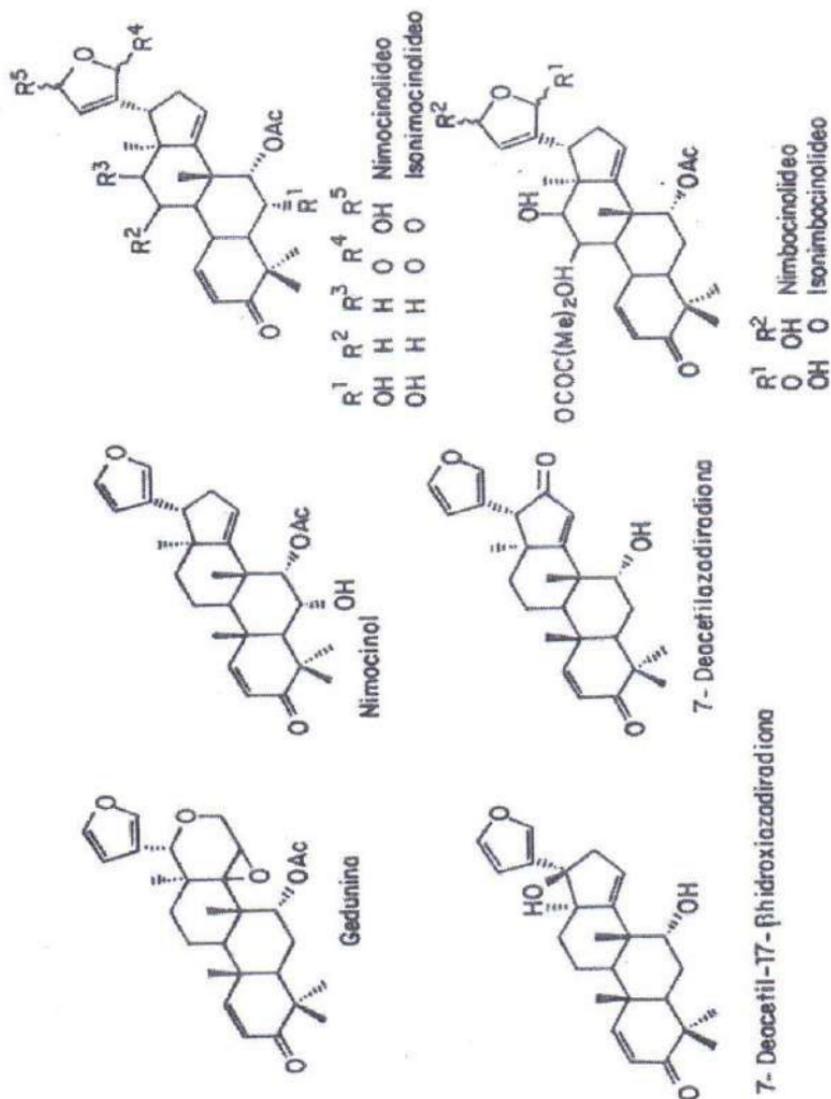


Fig. 5. Estrutura química de alguns agentes alelopáticos envolvidos na defesa de plantas a insetos.

Certas plantas são apresentadas como sendo desfavoráveis para os nematóides de raízes, pois evitam que as formas jovens dos nematóides atinjam a superfície das raízes ou, então, atando-os na região da rizosfera, regulando, desta maneira, sua população em condições naturais (Hasan, 1992). As raízes das plantas secretam uma variedade de aleloquímicos no solo, os quais neutralizam vários nematóides (Fisher, 1979).

Tanda et al. (1988) demonstraram em cultura de tecido que o exsudado originado de sesame (*Sesamum* sp.) inibiu a penetração das raízes e o desenvolvimento da forma jovem de *Meloidogyne incognita* em *Abelmoschus esculentus* e subsequente formação de vesículas nas raízes. A população de nematóides no solo e nas raízes, bem como a subsequente formação de vesículas foram reduzidas em condições de campo, quando espécies susceptíveis foram cultivadas intercaladas com *Ricinus communis*, *Brasica campestris*, *Lactuca* sp. ou *Sesamus orietale* (Hackney & Dickerson, 1975; Alam et al. 1976 ; Atwal & Manger, 1969).

A resistência das plantas aos nematóides são geralmente atribuídas ao fato de que os nematóides tanto podem ser impedidos de penetrarem nas raízes das plantas como ter o seu desenvolvimento, para a fase adulta, comprometido, uma vez tendo penetrado nas raízes (Hasan, 1992). Mesmo que algumas delas cheguem até o estágio de postura, provavelmente serão impedidas de evoluírem. Sasser (1954), em um intensivo estudo sobre a relação entre os nematóides e as plantas hospedeiras, observou que a resistência aos nematóides foi devido tanto à falta de penetração como também a fatores químicos que evitaram o desenvolvimento do nematóide, após sua penetração nas raízes.

A eclosão dos ovos é um importante fenômeno biológico no ciclo de vida dos nematóides de raízes, onde todos os ovos depositados fixam-se na superfície das raízes da planta hospedeira. Estudos "in vitro" desenvolvidos por Ahmed & Khan (1964) mostraram que os lixiviados de raízes de plantas não-hospedeiras inibiram a eclosão dos ovos.

Poucos aleloquímicos têm sido isolados e identificados como agentes controladores de nematóides de raízes. Os alcalóides nimbidina e tionemona têm sido apresentados por serem tóxicos a vários nematóides fitoparasitas (Khan et al. 1974 a, b; Alam et al. 1975). Pirocatecol é um composto fenólico que ocorre naturalmente, o qual acumula em altas concentrações em raízes de *Eragrostis curvula*, e tem apresentado propriedades nematicidas contra *Meloidogyne javanica*, *M. hapla*, *M. arenaria thamesi* e *M. incognita acrita* (Hasan, 1992).

As cucurbitacinas são triterpenóides que são acumulados em genótipos de pepinos com características de sabor amargo. Foi observado que tais genótipos significativamente repelem mais formas jovens de *Meloidogyne incognita* de infectá-los que aqueles genótipos não amargos, e as cucurbitacinas foram relacionadas com as ações repelentes (Haynes & Jones, 1976).

Em adição aos aleloquímicos produzidos pelas plantas superiores, os aleloquímicos originados dos microorganismos têm, também, estado relacionados ao controle de nematóides. Tem sido observado que a toxicidade de cultura líquida de *Aspergillus niger*, um fungo de solos, é devido ao ácido oxálico secretado pelos fungos (Hasan, 1992). O produto metabólico de *Streptomyces avermitilis* foi demonstrado por possuir potente atividade nematicida e é designado como avermictinas (Burg et al. 1979; Miller et al. 1979).

Papel da Alelopatia na Prevenção da Deteriorização das Sementes

Os mecanismos de como as sementes podem permanecer viáveis no solo por muitos anos sem serem destruídas pelos organismos de decomposição não estão ainda bem entendidos. Entretanto, existem abundantes evidências

mostrando que os aleloquímicos presentes nas cascas e outros tecidos da semente são um impedimento à ação microbiana e, em alguns casos, essas substâncias ajudam a regular quando a germinação pode ocorrer (Rice, 1984). Investigações, entretanto, são necessárias para avaliar a extensão para a qual os aleloquímicos, em um determinado ambiente, influenciam as sementes.

A germinação de sementes é, provavelmente, um ponto da mais alta importância no ciclo da vida de muitas espécies de plantas, notadamente aquelas de ciclo curto (anuais) que incluem algumas plantas cultivadas. Em condições de campo, a perda de algumas sementes devido à decomposição pelos microorganismos tem sido observada. Provavelmente, muitas sementes, as quais não germinam rapidamente após serem liberadas para o solo, poderiam ser decompostas antes da germinação, se elas não contiverem ou produzirem inibidores microbianos, os chamadas fitonídeos. Entretanto, muitas sementes podem permanecer dormentes no solo por períodos de até 40 ou 50 anos (Rice, 1984), mesmo em condições ambientais úmidas ou superúmidas.

As evidências não indicam claramente como os aleloquímicos podem prevenir a decomposição das sementes. Porém, certamente que há alguma importância indireta, uma vez que as substâncias alelopáticas são inibitórias para bactérias e fungos, para prevenir as doenças causadas por esses organismos; desta maneira, eles poderiam também inibir o crescimento de organismos envolvidos na decomposição de sementes (Rice, 1984).

Referências Bibliográficas

ABRAHIM, D.; BRAGUINI, W.L.; KELMER-BRACHT, A.M.; ISHII-IWAMOTO, E.L. Effects of four monoterpenes on germination, primary root growth and mitochondrial respiration of maize. **Journal of Chemical Ecology**, v.26, n.3, p.611-624, 2000.

AHMED, A.; KHAN, A.M. Factors influencing larval hatching in the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White) Chitwood, 1949. II. Effects of root leachates and certain chemicals. **Indian Phytopathology**, v.17, p.102-109, 1964.

ALAM, M.M.; ALI, Q.G.; MASOOD, A.; KHAN, A.M. Studies on the chemical changes induced by infection of root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in tomato and eggplant, and the stunt nematode (*Tylenchorhynchus brassicae*) in cabbage and caneflower roots. **Indian Journal of Experimental Biology**, v.14, p.517-518, 1976.

ALAM, M.M.; MASOOD, A.; HUSAIN, S.I. Effect of murgosa and marigold root exudates on mortality and larval hatch of certain nematodes. **Indian Journal of Experimental Biology**, v.13, p.412-414, 1975.

ALBERSHEIN, P.; ANDERSON-PROUTY, A.J. Carbohydrates, proteins, cell surfaces and the biochemistry of pathogenesis. **Annual Plant Physiology**, v.26, p.31-52, 1975.

ALSATT, P.R.; O'DOWD, D.J. Plant defense guilds. **Science**, v.195, p.24-29, 1976.

ARGANDOÑA, V.H.; LUZA, J.G.; NIEMEYER, H.M.; CORWERA, L.J. Role of hydroxamic acids in the resistance of cereals to aphids. **Phytochemistry**, v.19, p.1665-1668, 1980.

ATWAL, A.S.; MANGER, A. Repellent action of root exsudates of *Sesamum orientale* against the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Heteroderidae: Nematoda). **Indian Journal of Entomology**, v.31, p.286, 1969.

BAAR, J.; OZIUGA, W.A.; SWEERS, I.L.; KUYPER, T.W. Atimulatory and inhibitory effects of needle litter and grass extracts on the growth of some ectomycorrhizal fungi. **Soil Biological Biochemistry**, v.26, n.8, p.1073-1079, 1994.

BANSAL, G.L.; BHAN, V.M. Status of research on allelopathy and future scop of work in Indian. **Indian Journal of Agriculture Science**, v.63, n.12, p.769-776, 1993.

BATE-SMITH, E.C. Phytochemistry of proanthocynidins. **Phytochemistry**, v.14, p.1107-1113, 1975.

BELL, A.A. Biochemical bases of resistance of plants to pathogens. In: MAXWELL, F.G.; HARRIS, F.S. (Ed.). **Biological control of plant, onsects and diseases**. Mississipp: University Press, 1974. p.403-461.

BELL, A.A. Plant pathology as influenced by allelopathy. In: McWHORTER, C.G.; THOMPSON, A.C.; HAUSER, E.W. (Ed.). **Report of the research planning conference on the role of secondary compounds in plant interaction (allelopathy)**. USDA, Georgia: Agricultural Research Service, 1977. p.64-99.

BINKS, R.H.; GREENHAM, J.R.; LUIS, J.G.; GOWEN, S.R. A phytoalexin from roots of *Musa acuminata* Var. Pisaang Sipulu. **Phytochemistry**, v.45, n.1, p.47-49, 1997.

BURG, R.W.; MILLER, B.M.; BAKER, E.E. Avermetens, a new family of potent antihelminthic agents: producting organisms and fermentations. **Antimicrobial Agents and Chemotherapy**, v.15, p.361-367, 1979.

CADMAN, C.H. Some properties of an inhibitor of virus infection from leaves of raspberry. **Journal of Genetic Microbiology**, v.20, p.113-128, 1959.

CAMPOS, F.; ATKINSON, J.; ARNASON, J.T.; PHILOGENE, B.J.R.; MORAND, P.; WERSTIUK, N.H.; TIMMINS, G. Toxicokinetic of 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hubner). **Journal of Chemical Ecology**, v.15, n.7, p.1989-2001, 1989,

CORCUERA, 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. (Ed.). **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. p.119-127.

CRUCKSHANK, I.A.M.; PERRIN, D.R. Pathological function of phenolic compounds in plants. In: HARBONE, J.B. (Ed.). **Biochemistry of phenolic compounds**. New York: Academic Press, 1974. p.511-544.

CRUCKSHANK, I.A.M.; VEERARAGHAVAN, J.; PERRIN, D.R. Physical factors affecting the formation and/or net accumulation of medicarpin in infection droplets on white clover leaflets. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.1, p.149-156, 1974.

DIXON, R.A.; HARRISON, M.J.; LAMB, C.J. Early events in the activation of plant defense responses. **Annual Review of Phytopathology**, v.32, p.479-, 1994.

ECHIEVERRI, F.; TORRES, F.; QUIÑONES, W.; CARDONA, G.; ARCHIBOLD, R.; ROLDAN, J.; BRITO, I.; LUIS, J.G.; LAHLON, E.H. Danielone, a phytoalexin from papaya fruit. **Phytochemistry**, v.44, n.2, p.255-256, 1997.

FARKAS, G.L.; KIRALY, Z. Role of phenolic compounds in the physiology of plant diseases and disease resistance. **Phytopathology**, v.44, p.105-150, 1962.

FISCH, M.H.; FLICK, B.H.; ARDITTI, J. Structure and antifungal activity of hircinol, loroglossol, and orchinol. **Phytochemistry**, v.12, p.437-441, 1973.

FISHER, R.F. **Allelopathy in plant disease**. In: HORSFALL, J.G.; COWLING, E.C. (Ed.). New York: Academic Press, 1979. 330p.

GERSHENZON, J. The cost of plant chemical defense against herbivory: a biochemical perspective. In: BERNAYS, E.A. (Ed.). **Plant-insect interaction**. Boca Ration: CRC Press, 1993. V.5, p.105-173.

GERSHENZON, J.; CROTEAU, R. Terpenoids. In: ROSENTHAL, G.A.; BERENBAUM, M.R. (Ed.). **Herbivores their interaction with secondary metabolites**. New York: Academic Press, 1991. p.165-219.

GROSJEAN, J. Substances with fungicidal activity in the bark of deciduous trees. **Nature**, v.165, p.853-854, 1950.

HACKNEY, R.W.; DICKERSON, O.J. Marigold-castor becin and chrysanthemum as controls of *Meloidogyne incognita* and *Ptylenchus alleni*. **Journal of Nematology**, v.7, p.84-90, 1975.

HARBONE, J.B. Recent advances in chemical ecology. **National Productivity Report**, v.3, p.323-344, 1986.

HARTLEY, R.D. Carbohydrate esters of ferulic acid as components of cell wall of *Lolium multiflorum*. **Phytochemistry**, v.12, p.661-665, 1973.

- HASAN, A. Allelopathy in the management of root-knot nematodes. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. (Ed.). **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. p.413-441.
- HAYNES, R.L.; JONES, C.M. Effects of the Bi locus in cucumber on reproduction, attraction and response of the planta to infection by the Southern root-knot nematodes. **Journal of American Horticultural Science**, v.101, p.422-424, 1976.
- HOAGLAND, R.E. Allelopathy interactions of plants and pathogens. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G.; CUTLER, H.G. (Ed.). **Recente advances in alleloapthy: a science for the future**. Cadiz: International Allelopathy Society, 1999. v.1, Cap.40, p.423-450.
- HUBBES, M. Inhibition of *Hypoxylon pruinautum* by pyrocatechol isolated from bark of aspen. **Science**, v.136, p.156, 1962.
- HUGHES, J.C.; SWAIN, T. Scopolin production in potato tubers infected with *Phytophthora infestans*. **Phytopatologia**, v.50, p.398-400, 1960.
- JANZEN, D.H. **Physiological ecology**. In: TOWNSEND, C.P.; CALOW, P. (Ed.). Oxford: Blakwell, 1981, p.145-164.
- JANZEN, D.H. Tropical blackwater river, animals and mast-fruited by the Diptocarpaceae. **Biotropica**, v.6, p.69-103, 1974.
- KHAN, M.W.; ALAM, M.M.; SAXENA, S.K. Mechanism of the control of the plantparasitica nematodes as a result of the application of the oil-cakes to the soil. **Indian Journal of Nematology**, v.4, p.93-96, 1974 a.
- KHAN, M.W.; KHAN, A.M.; SAXENA, S.K. Rhizosphere fungi and nematodes of eggplant as influenced by oil-cake amendments. **Indian Phytopathology**, v.27, p.480-484, 1974b.
- KLÖPPING, H.L.; VAN DER KERK, G.J.M. Antifungal agents from the bark of *Populus candicans*. **Nature**, v.167, p.996-997, 1951.

- KOUL, O. Neem allelochemicals and insect control. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. (Ed.). **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. p.389-412.
- KUE, . Phytoalexin. **Annual Review of Phytopathology**, v.10, p.207-232, 1972.
- LEVIN, D.A. Plant phenolics: an ecological perspective. **American Naturalist**, v.105, p.157-181, 1971a.
- LEVIN, D.A. The role of trichomes in plant defence. **Quarterly Review of Biology**, v.48, p.3-15, 1971b.
- LOVETT, J.V.; HOULT, H.C. Allelopathy and self-defense in barley. In: DARSHIN, K.M.M.; EINHELLIG, F.A. **Allelopathy: organisms, processes and application**. Washington: American Chemical Society. 1995. p.170-183 (ACS. Symposium Series, 582).
- MACIAS, F.A.; MOLINILLO, J.M.G.; VARELA, R.M.; TORRES, A.; GALINDO, J.C.G. Bioactive compounds from genus *Helianthus*. IN: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G.; CUTLER, H.G. (Ed.). **Recent advances in allelopathy: a science for the future**. Cadiz: International Allelopathy Society, 1999. V.1, Cap.12, p.121-148.
- MILLER, T.W.; CHARET, L.; COLE, D.J. Avermectins a new family of potent antihelmintic agents: isolation and chromatographic properties. **Antimicrobial Agents and Chemotherapy**, v.15, p.368-371, 1979.
- MITSCHNER, L.A. Antimicrobial agents from higher plants. **Recent Advances of Phytochemistry**, v.29, p.243-282, 1975.
- NIEMEYER, H.M.; PEREZ, F.J. Potential of hydroxamic acids in the control of cereal pest, diseases and weeds. In: DAKSHINI, K.M.M.; EINHELLIG, F.A. (Ed.). **Allelopathy: organisms, processes and applications**. Washington: American Chemical Society, 1995. p.260-270.

- OSMAN, S.F.; FETT, W. Isoflavone glucoside stress metabolites of soybean leaves. **Phytochemistry**, v.22, n.9, p.1921-1923, 1983.
- PEDRAS, M.S.C.; OKANGA, F.I.; ZAHARIA, I.L.; KHAN, A.Q. Phutoalexin from crucifers: synthesis, biosynthesis, and biotrasformation. **Phytochemistry**, v.53, p.161-176, 2000.
- PEDRAS, M.S.C.; SMITH, K.C. Sinalexin, a phytoalexin from white mustard elicited by destruxin B and *Alternaria brassical*. **Phytochemistry**, v.46, n.5, p.833-837, 1997.
- PEETERS, J.P.; ALQBRECHT, J.C.; GALEWY, N.W.; GILES, R.J.; JESTIN, L.; VAN SOEST, L.J.M. Variation over time and environments in resistance to *Erysiphe graminis* hordey in sample from a barley germplasm collection. **Euphytica**, v.46, n.1, p.43-50, 1990.
- PEÑUELAS, J.; RIBAS-CARBO, M.; GILES, L. Effects of allelochemicals on plant respiration and oxygen isotope fractionation by the altenative oxidase. **Journal of Chemical Ecology**, v.22, p.801-805, 1996.
- PUTNAM, A.R.; DUKE, W.B. Allelopathy in agroecosystems. **Annual Review of Phytopathology**, v.16, p.431-451, 1978.
- QUISENBERRY, S.S.; CABALLERO, P.; SMITH, C.M. Influence of bermudagrass leaf extracts on development and survivorship of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. **Journal of Economic Entomology**, v.81, p.910-913, 1988.
- QUISENBERRY, S.S.; MOHAMED, M. Bermudagrass allelochemistry an influence on *Spodoptera frugiperda* herbivory. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., 1993. Quesland. **Proceedings...** Quesland, 1993. p.1167-1168.
- QUISENBERRY, S.S.; WILSON, H.K. Consumption and utilization of bermudagrass by fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of Economic Entomology**, v.78, p.800-824, 1985.

RHORINGER, R.; SAMBORSKI, D.J. Aromatic compounds in the host-parasite interaction. **Annual Review of Phytopathology**, v.5, p.77-86, 1967.

RICE, E.L. **Allelopathy**. New York: Academic Press. 1974. 353p.

RICE, E.L. **Allelopathy**. New York: Academic Press. 1984. 422p.

SASSER, J.N. Identification and host-parasite relationship of certain root-knot nematodes (*Meloidogyne* sp.). Maryland: Maryland Agricultural Experimental Station, 1954. 19p. (Maryland Agricultural Experimental Station. Bulletin, 97A).

SHINGO, A.L.; HILLIS, W.E. Heartwood, discolored wood and microorganisms in living trees. **American Review of Phytopatology**, v.11, p.197-222, 1973.

SMITH, A.E. Allelopathy influence of certain pasture weeds. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 16., 1989, Nice. **Proceedings...Nice**, 1989. p.744-748.

SMITH, A.E. Potential allelopathy influence of certain pasture weeds. **Crop Protection**, v.9, n.6, p.410-414, 1990.

SOMERS, T.C.; HARRISON, A.F. Wood tannins-isolation and significance in hort resistance to *Verticillium* wilt disease. **Australian Journal Biology Science**, v.20, p.475-479, 1967.

STROESSL, A.; STOTHERS, J.B.; WARD, E.W.B. Sesquiterpenoid stress compounds of the Solanaceae. **Phytochemistry**, v.15, p.855-872, 1976.

SWAIN, T. The tannins. In: BONNER, J.; VARNER, J. (Ed.). **Plant biochemistry**. New York: Academic Press. 1965. 1065p.

SWAIN, T. Secondary compounds as protective agents. **Annual Review of Plant Physiology**, v.28, p.479-501, 1977.

TANDA, A.S.; ATWAL, A.S.; BAJAJ, Y.P.S. Antagonism of sesame to the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) on okra in tissue culture. **Nematologica**, v.34, p.78-87, 1988.

WALLER, G.R. Biochemical frontiers of allelopathy. **Biologia Plantarum**, v.36, n.6, p.418-447, 1989.

WINK, M. Plant breeding: importance of plant secondary metabolites for protection against pathogens and herbivores. **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. (Ed.). **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall, 1992. Cap. 10, p.129-150.