

*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 4

Biossíntese e Distribuição de Substâncias Alelopáticas

Sérgio Mello Alves, Mara Sílvia Pinheiro Arruda,
Antonio Pedro da Silva Souza Filho

Biossíntese de Substâncias Alelopáticas

Metabolismos primário e secundário

Nos organismos vivos, as substâncias químicas são sintetizadas e degradadas por meios de uma série de reações químicas, cada uma mediada, usualmente, por uma enzima. Esses processos são conhecidos coletivamente como metabolismo, compreendendo catabolismo (degradação) e anabolismo (síntese). Todos os organismos possuem vias metabólicas similares pelas quais sintetizam e utilizam certas substâncias químicas essenciais: açúcar, aminoácidos, ácidos graxos, nucleotídios e polímeros derivados deles – proteínas, lipídios, RNA, e DNA, etc. Esse é o **metabolismo primário**, e essas substâncias, as quais são essenciais à sobrevivência e bem-estar do organismo, são **metabólitos primários** (Mann, 1987).

A maioria dos organismos também utiliza outras vias metabólicas, produzindo substâncias as quais, aparentemente, não têm utilidade. Esses são **metabólitos secundários**, e as rotas de síntese e utilização constituem o **metabolismo secundário**. Tais rotas são consideradas tanto quanto um produto da composição genética do organismo como são as rotas primárias, porém, elas

são, talvez, ativadas apenas durante particular estágio de crescimento e desenvolvimento, ou, durante períodos de estresse causado por limitações de ordem nutricional, déficit hídricos ou ataque de microorganismos (Mann, 1987).

A linha divisória entre o metabolismo primário e o secundário é obscura: existem muitos aminoácidos que são definitivamente metabólitos secundários, enquanto muitos esteróides têm um papel estrutural essencial na maioria dos organismos e devem, desta maneira, ser considerados metabólitos primários. Além disso, os dois tipos de metabolismo são interconectados, desta maneira o metabolismo primário fornece um número de pequenas moléculas, as quais são empregadas como material inicial para todas as rotas importantes do metabolismo secundário (Fig. 1).

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 nas células. Alguns autores são de opinião de que se trata de simples resíduos do metabolismo celular, que seriam armazenados nos vacúolos, a fim de evitar a sua autotoxicidade (Putam & Duke, 1978). Entretanto, Barz & Hørze (1975) sugerem que esses compostos são continuamente sintetizados e depositados na célula com finalidade específica, e que sua síntese obedece a certos comandos genéticos. Especificamente para plantas forrageiras, Wardle (1987) informa que as plantas de pastagens são provavelmente alelopáticas apenas em certos estádios de seu ciclo de vida.

As principais rotas biossintéticas das substâncias alelopáticas são apresentadas na Fig. 2. Como se pode 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.

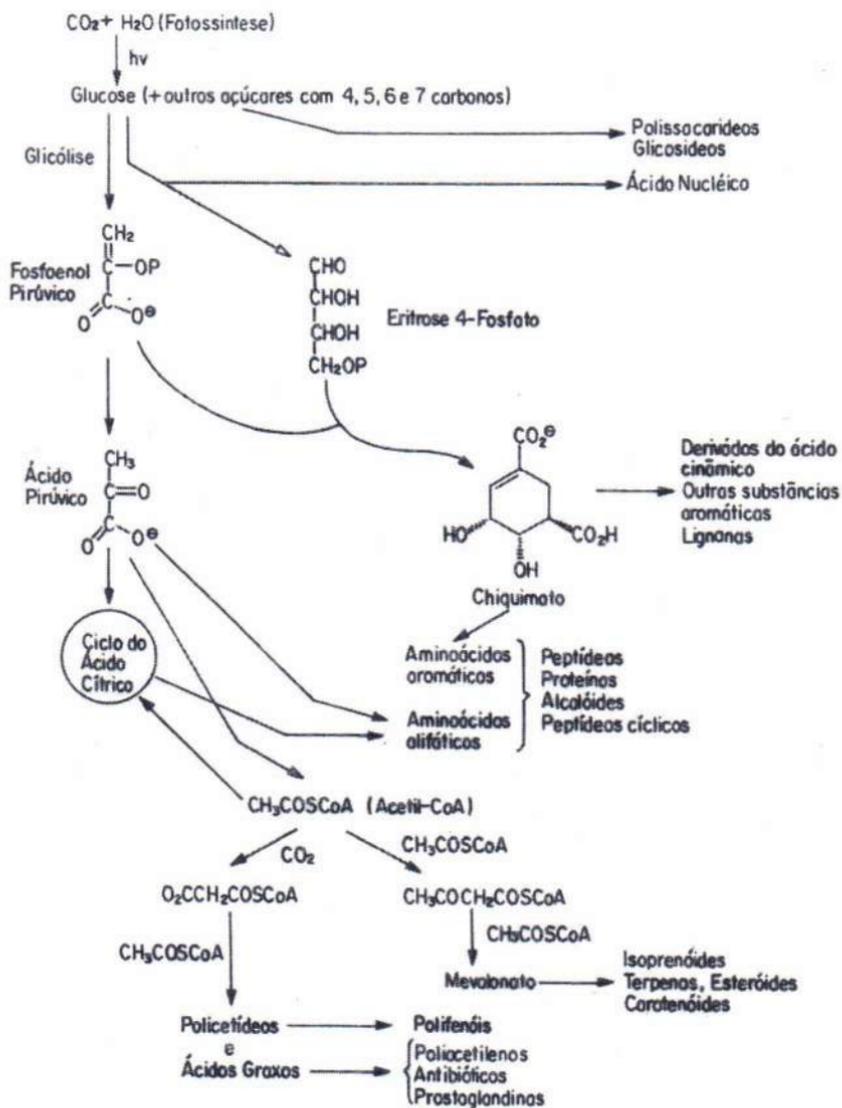


Fig. 1. Rotas biossintéticas envolvendo os metabolismos primário e secundário nas plantas.

Fonte: Mann (1987).

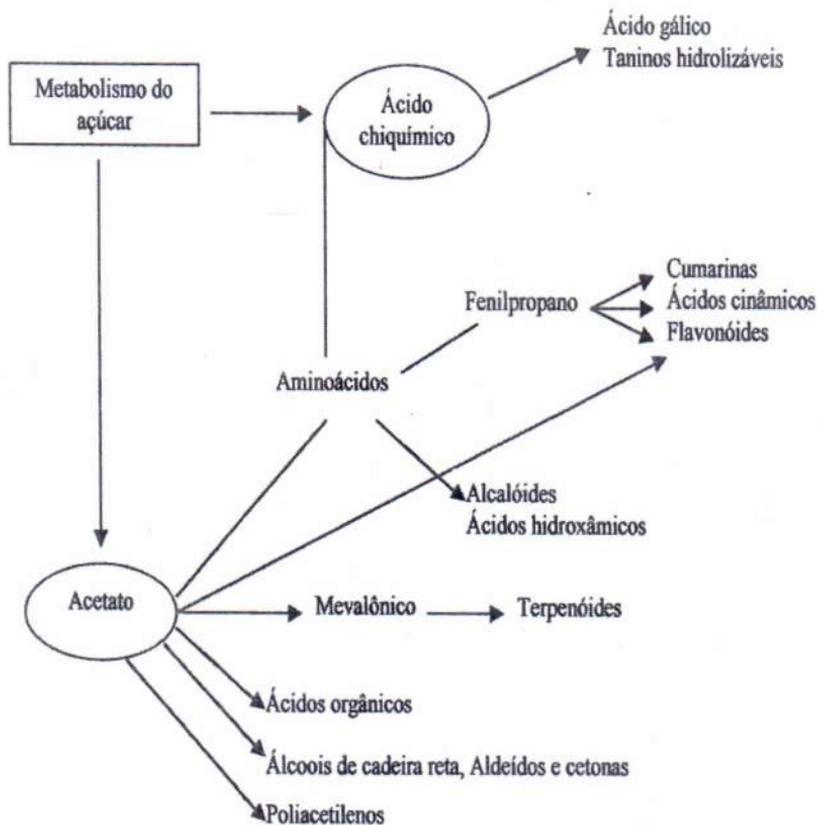


Fig. 2. Origens de algumas classes químicas que contribuem para alelopatia

Fonte: Einhellig (1995).

A rota biossintética do acetato propicia a produção de uma variedade de ácidos orgânicos, alcoóis 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 à uma variedade de taninos hidrolizáveis, ácido gálico, aminoácidos aromáticos, fenilalanina e tirosina, dentre outros.

Os terpenóides, aí incluídos os monoterpenos (regular/irregular), sesquiterpenos, diterpenos, esteróides e triterpenos têm sua biossíntese originada através do mevalonato e são a maior classe de substâncias químicas de plantas, apresentando algo em torno de 15 mil a 20 mil estruturas já caracterizadas (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 C_{10} e C_{15} são freqüentemente referidos como os terpenóides inferiores, quando ocorrem juntos, eles compõem os chamados de óleos essenciais (Fig. 3). Entretanto, todas as substâncias contendo 20 carbonos ou mais são os chamados terpenóides superiores. A combinação dos terpenóides não-voláteis (C_{20} ou C_{30}) com os voláteis (C_{10} e/ou C_{15}) é chamada de óleo-resina (Langenheim, 1990).

Os flavonóides compreendem um grande grupo de metabólitos secundários, os quais são formados por subunidades derivadas do acetato e do chiquimato. Ocorrem quase que exclusivamente (normalmente como glicosídeos) em plantas superiores e são responsáveis pelo aroma de alimentos e bebidas de origem de plantas e pela cor das flores.

As quinonas isoprenóides: ubiquinona, plastoquinonas, tocoferol e menaquinonas, compreendem o maior grupo de metabólitos os quais derivam do chiquimato e mevalonato, porém

não são, estritamente falando, metabólitos secundários, uma vez que são constantemente encontrados e têm papel biológico essencial em várias estâncias do desenvolvimento e manutenção da vida dos organismos.

Fatores que Afetam a Biossíntese de Aleloquímicos

Este é um aspecto extremamente importante em alelopatia, porém poucas pesquisas têm abordado este ponto, até porque alelopatia é uma ciência relativamente nova. Apesar desses aspectos, sabe-se que muitas reações estão envolvidas no metabolismo dos carboidratos, dentro da rota do ácido chiquímico e subseqüente formação de produtos do metabolismo secundário da planta (Fig. 4). Embora muitas enzimas estejam envolvidas na conversão bioquímica desses substratos à produtos, fenilalanina-amônia-liase (PAL) é uma enzima importante conectando as vias do acetato e chiquimato pela transformação da fenilalanina a *trans*-cinamato. A atividade da PAL aumenta dramaticamente em resposta a estímulos, tais como luz, injúrias, invasão por microorganismo, ação de algumas substâncias químicas e outros (Camm & Towers, 1973). O aumento da atividade enzimática pode, em termos, levar a um aumento da produção de produtos fenólicos. A atividade da PAL, a qual está relacionada à produção de várias substâncias fenólicas, sofre controle se um sistema de respostas a certos estímulos (Camm & Towers, 1973).

Ecologicamente, um conjunto de fatores afetam direta ou indiretamente a produção de substâncias químicas com atividade alelopática pelas plantas. Em seguida são apresentados e discutidos alguns desses fatores.

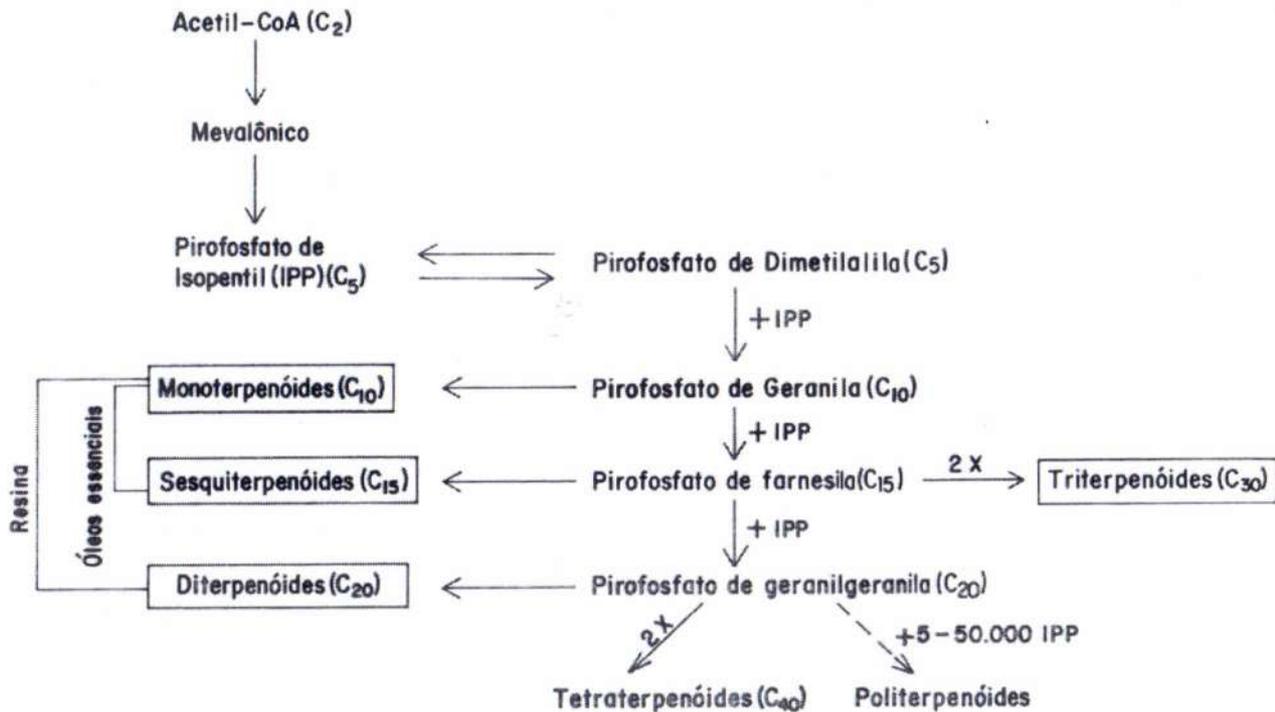


Fig. 3. Biossíntese de terpenóides.

Fonte: Langenhein (1994).

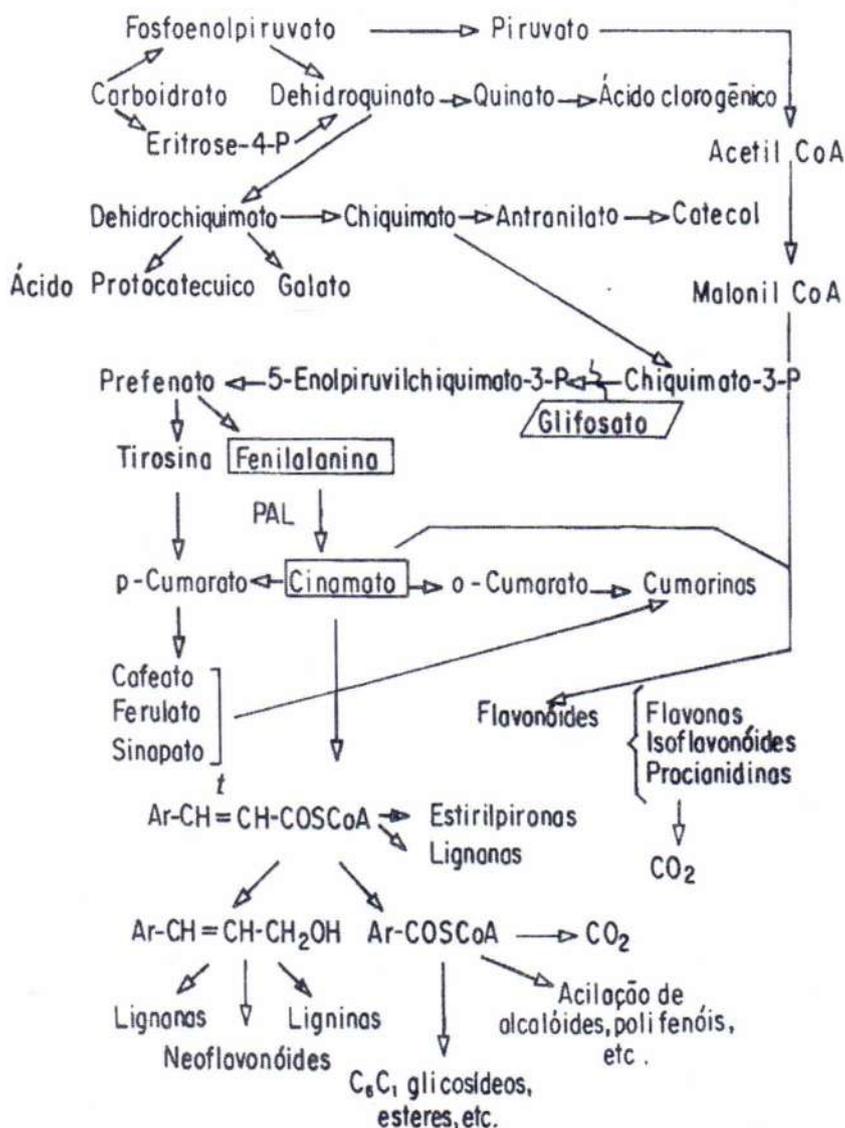


Fig. 4. Rota metabólica envolvendo a participação da PAL.

Fonte: Hoagland (1996).

Efeitos da radiação

a) Qualidade da luz

Radiação ionizante. A radiação ionizante aumenta marcadamente a quantidade de vários inibidores fenólicos em plantas como o tabaco e o girassol. Fomenko (1968) observou que a exposição de plantas de girassol a 20.000R de radiação ionizante produziu aumentos expressivos na concentração do ácido caféico e quercetina. Koeppe et al. (1970a) encontraram aumentos substanciais na concentração de escopolina devido à irradiação nas raízes, colmos e folhas, e as quantidades foram dependentes da dose.

Radiação ultravioleta. Muitos trabalhos têm investigado os efeitos do tratamento com luz ultravioleta (UV) sobre o conteúdo de fenóis em plantas, mostrando que a suplementação, em casa de vegetação, com luz UV, aumenta o conteúdo de ácidos clorogênicos em plantas de tabaco, de 0,41% para 2,52%. Lott (1960), citado por Rice (1984), trabalhando com a mesma variedade de tabaco, encontrou que o máximo aumento na concentração do ácido clorogênico, obtido pela suplementação da radiação natural com luz ultravioleta, foi de 79%.

Koeppe et al. (1969) investigaram os efeitos de diferentes níveis de suplementação com radiação ultravioleta, sobre a concentração dos ácidos clorogênicos e escopolina em planta de tabaco e de girassol. Todos os níveis de luz UV aumentaram a concentração da escopolina nas folhas velhas, folhas jovens e colmo do tabaco, porém apenas sob baixas doses de UV aumentou a concentração desses compostos nas raízes. Todas as doses aumentaram as concentrações totais de ácido clorogênico nas folhas jovens e colmo do tabaco, e as baixas doses aumentaram a concentração nas folhas jovens e raízes.

Luz infravermelha e infravermelha distante. Jaffe & Isenberg (1969) demonstraram que a concentração de várias substâncias fenólicas aumentaram a uma taxa mais rápida, na batata irradiada com luz infravermelha, do que irradiada com uma equivalente dose de luz infravermelha distante. Os únicos fenóis identificados foram ao ácidos ferúlico e *p*-cumárico.

Em estudo sobre os efeitos do fotoperíodo na concentração de alcalóides e compostos fenólicos em plantas de tabaco, Tso et al. (1970) expuseram algumas plantas em cada fotoperíodo de cinco minutos de luz infravermelha, no final de cada dia (período de luz) e outras para cinco minutos de luz infravermelha distante. Dentro de cada período, as plantas que receberam diariamente luz vermelha tinham significativamente concentrações mais altas de alcalóides totais do que aquelas que receberam vermelho-distante. Entretanto, as plantas que receberam vermelho-distante nos últimos dias tinham concentrações mais altas de fenóis solúveis, particularmente de ácido clorogênico.

b) Intensidade de luz visível

Zucker (1963) encontrou que a luz visível estimula a síntese do ácido clorogênico em batata. Uma breve exposição à luz de baixa intensidade dobrou a taxa de síntese de ácido clorogênico em relação àquelas que permaneceram no escuro. Kato-Noguchi (1999) analisou, comparativamente, a produção de aleloquímicos em milho, em duas condições de luz: ausência e presença. A presença do DIBOA em plântulas de milho crescidas à luz e no exsudado radicular foram 43 e 0,38 μ mol/kg de peso fresco, respectivamente, enquanto para plântulas crescidas no escuro, as concentrações foram de 19 e 0,17 μ mol/kg de peso fresco, respectivamente. A concentração do DIBOA nas plântulas crescidas no escuro aumentaram rapidamente sobre a irradiação da luz visível. Esses resultados indicam que a luz visível aumenta a atividade alelopática do milho germinado devido ao aumento no nível do DIBOA.

Jaffe & Isenberg (1969) constataram que luz branca, a uma intensidade de $244 \mu\text{W}/\text{cm}^2/\text{seg}$ não estimulou tão rapidamente ou eficientemente a formação de lignana em batata como a luz infravermelha, a intensidade de $73 \mu\text{W}/\text{cm}^2/\text{seg}$. Porém, eles não testaram outras intensidades de luz branca, logo é possível que a intensidade mais baixa de luz branca poderia ser mais efetiva do que a intensidade usada. A relação para esta questão está sendo discutida, levando em consideração que os derivados do ácido cinâmico são precursores da lignana.

c) Comprimento do dia

Burbott & Loomir (1967) mostraram que *Mentha piperita* cresce melhor e produz consideravelmente maiores concentrações de monoterpenos sob dias longos. Em dias de 8 horas, a temperatura afeta a composição de terpenos produzidos; noites quentes produzem terpenos oxidados, tais como pulegona e mentafuran, enquanto noites frias favorecem a produção de substâncias mais reduzidas como a mentona. Em dias longos, a temperatura não afeta a composição, com predominância para a mentona, qualquer que seja a temperatura.

Ao que tudo indica, dias longos aumentam a concentração de ácidos fenólicos e terpenos em plantas que requerem dias longos para florarem (Taylor, 1965; Burbott & Loomir, 1967). *Xanthium pennsylvanicum* é estritamente uma planta de dia curto devido florescer em período longo de escuridão. Todavia, maiores concentrações de ácidos clorogênico, isoclorogênico, flavonóides agliconas e quercetina glicosídeos são produzidas nas folhas dessa planta sobre dias mais longos (Taylor, 1965).

Deficiência mineral

Estudando os níveis de escopolina em folhas de tabaco, Watanabe et al. (1961) encontraram aumentos nos níveis de escopolina em plantas crescidas em solução com um mínimo de boro. Posteriormente, Dear & Aronoff (1965) encontraram um pronunciado acréscimo nos ácidos clorogênico e caféico nas folhas de girassol sob deficiência de boro. Eles também observaram que a taxa desses ácidos aumentou dez vezes nas folhas e quatro vezes nos pontos de crescimentos em plantas com níveis mínimos de boro.

Analisando o comportamento do ácido clorogênico e de escopolina, Loche & Chouteau (1963), citados por Rice (1984), observaram comportamento inverso desses dois compostos frente à deficiência de cálcio em plantas de tabaco. Enquanto a concentração da escopolina aumentou, a do ácido clorogênico decresceu, nas folhas. Resultados semelhantes foram observados para a deficiência de magnésio para os mesmos compostos. Analisando os efeitos da deficiência de magnésio em folhas de tabaco, Armstrong et al. (1971) encontraram resultados exatamente iguais. Porém a concentração de escopolina não foi alterada em colmos da planta com deficiência de magnésio, e decresceu nas raízes de plantas com deficiência. Para o ácido clorogênico, os resultados foram os mesmos para folhas, raízes e colmos.

Os dados disponíveis na literatura apontam para uma relação inversa entre as concentrações de ácidos clorogênico e escopolina e a deficiência de nitrogênio em plantas de tabaco (Tso et al. 1967). Armstrong et al. (1970) encontraram grandes acréscimos na concentração de ácido clorogênico e escopolina nas raízes, colmo e folhas em plantas de tabaco com deficiência de nitrogênio.

Lehman & Rice (1972) verificaram aumentos na concentração do ácido clorogênico em folhas velhas, colmos e raízes de plantas de girassol com deficiência de nitrogênio. Entretanto foi observado um ligeiro decréscimo na concentração de escopolina nas folhas velhas e colmos das plantas de girassol deficientes em nitrogênio. Neste mesmo sentido, Del Moral (1972) reportou concentração total mais elevada de ácidos clorogênico e isoclorogênico em raízes e folhas de plantas de girassol, sob deficiência de nitrogênio.

Loche & Chouteau (1963), citados por Rice (1984), reportaram aumentos na concentração de escopolina e decréscimos no ácido clorogênico em folhas de tabaco com deficiência de fósforo. Trabalhando com extratos de girassol crescidos sob condições de deficiência de fósforo, Koeppe et al. (1976) observaram concentrações maiores dos isômeros do ácido clorogênico.

Rice (1984) reportou decréscimos na concentração de ácido clorogênico em folhas de tabaco deficientes em potássio. Os resultados de Armstrong et al. (1971) também apontaram nessa mesma direção para o ácido clorogênico em raízes, colmos e folhas de tabaco, mantidos em solução mínima de potássio por três e cinco semanas. Entretanto, a concentração de escopolina quase dobrou nas folhas de tabaco com deficiência de potássio e aumentou ligeiramente nas raízes e colmos.

Lehman & Rice (1972) relatam que a concentração total do ácido clorogênico foi substancialmente aumentada em folhas velhas, folhas jovens, colmos e raízes de plantas de girassol cultivadas em solução com mínimo de enxofre, por cinco semanas. A concentração de escopolina foi ligeiramente aumentada, também, nas folhas velhas e raízes das plantas com deficiência de enxofre, porém decresceu ligeiramente no colmo.

Os dados sumariados neste tópico deixam claro que a tendência geral é de aumentos nas concentrações dos aleloquímicos em função da deficiência de nutrientes importantes para a produção geral da agricultura - aí incluídos a produção de grãos, bem como hortaliças e, claro, as pastagens - como é o caso do nitrogênio e do fósforo. Parece que é inviável, pelo menos em nível dos atuais conhecimentos, a utilização de estratégias de manejo, utilizando-se fertilizantes, que possa propiciar a maximização da produção agrícola e ao mesmo tempo propiciar os benefícios da capacidade que as plantas têm de produzir compostos alelopáticos.

Condições ambientais

Del Moral (1972), usando NaCl para impor estresse hídrico em plantas de girassol, observou que após 31 dias de tratamento, o estresse resultou em substancial aumento na concentração dos ácidos clorogênico e isoclorogênico nas raízes, colmos e folhas mais velhas. Esses autores também testaram a combinação de diferentes fatores de estresse e observaram que a combinação do estresse de água e a exposição à suplementação de luz UV, aumentou a concentração dos ácidos clorogênico e isoclorogênico mais do que os fatores isolados, com níveis de nitrogênio normal. Com deficiência de nitrogênio, entretanto, os efeitos estimulatórios da seca mais luz UV foram menores do que apenas com seca. Os aumentos na concentração dos ácidos na planta inteira, resultou da combinação do estresse da seca e da deficiência do nitrogênio.

Martin (1957), citado por Rice (1984), encontrou cerca de sete vezes e meia mais escopoletina exsudada das raízes de plantas de carvalho em 72 horas, a temperatura de 30 °C, do que em 135 horas a 19 °C. Koeppe et al. (1970b) mantiveram plantas

de tabaco à temperatura de 32,8°C e 9 °C, durante período de luz de 16 horas, e todas as plantas foram submetidas a um período escuro à temperatura de 15 °C e 16 °C cada dia. O resfriamento aumentou a concentração dos ácidos clorogênicos totais, marcadamente nas folhas velhas, jovens e colmos, porém decresceu a concentração nas raízes. O resfriamento também aumentou a concentração de escopolina ligeiramente nas folhas velhas e decresceu a concentração, substancialmente, nas folhas jovens e raízes.

A época do ano, ou estação do ano, por gerar condições ambientais diferentes, são, também, geradores de efeitos na atividade alelopática das plantas superiores. A exemplo disso, Dolling et al. (1994), analisando as variações na atividade alelopática da planta invasora *Pteridium aquilinum*, observaram que os efeitos alelopáticos inibitórios mais intensos ocorreram nos meses de maio, junho e setembro. O pico do efeito verificado nos meses de maio e junho coincidiram com o início da estação de crescimento, quando *P. aquilinum* ainda se encontrava na fase imatura.

Agentes alelopáticos

Os agentes alelopáticos representam fator de estresse para as plantas afetadas. Assim, é de grande importância determinar que efeitos esses fatores têm sobre a capacidade que as plantas têm em desencadear seus mecanismos de defesa via atividade alelopática. Einhellig et al. (1970) trataram as plantas de tabaco e de girassol com soluções de 10^{-4} e 5×10^{-4} M de escopoletina pela imersão das raízes nas soluções. As plantas foram cortadas onze dias após o início dos tratamentos, e o topo e raízes foram analisados separadamente para concentração de escopolina e ácido clorogênico. O tratamento com 10^{-4} M causou significativo

aumento na concentração dessas substâncias nas raízes e nos brotos do tabaco e o tratamento com solução a 5×10^{-4} M proporcionou dramático aumento na concentração desses mesmos inibidores. Não ocorreu mudança significativa na concentração dos ácido clorogênico. Os resultados foram similar no girassol para todos os inibidores.

Idade dos órgãos da planta

Koeppe et al. (1969) observaram que a concentração de escopolina e ácido clorogênico nas folhas de plantas de tabaco variou com a idade das folhas. Posteriormente, Koeppe et al. (1970c) estudando plantas de girassol, observaram que a concentração total de ácidos clorogênicos cresceu com o aumento da idade das folhas até o sexto nó, após o que declinou. Entretanto, a concentração total do ácido isoclorogênico decresceu com o aumento da idade do ápice. A concentração total de ambos os ácidos clorogênico e isoclorogênico, no colmo, decresceu com o aumento da idade do ápice para o nó cinco ou seis, após o que a concentração começou a aumentar novamente, vagarosamente com a idade.

Koeppe et al. (1970b) descobriram que a concentração de escopolina e do ácido clorogênico decrescem com a idade das folhas das plantas de tabaco devido ao aumento no tamanho, com a idade. Woodhead (1981) mensurou a concentração do ácido fenólico nas folhas do mesmo nó em dez cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor*) desde o estágio de plântulas até à formação da panícula, em condições de campo. Observou que a concentração em todas as cultivares decresceu com a idade, sendo, particularmente os decréscimos maiores, após 28 dias de idade.

Análise dos extratos aquosos preparados a partir da parte aérea da gramínea *Brachiaria brizantha* cv. Marandu, colhida em duas fases distintas de desenvolvimento: vegetativa – quando as plantas contavam com três meses de idade; e reprodutiva – quando as plantas estavam na fase inicial de floração, indicaram maiores efeitos alelopáticos inibitórios da germinação, para o extrato preparado a partir de material colhido na fase vegetativa (Tabela 1). Para algumas espécies receptoras, o extrato aquoso preparado com material colhido durante a fase reprodutiva não efetivou inibições potencialmente alelopáticas. Esse resultado demonstra a possibilidade da interferência na atividade potencialmente alelopática do capim-marandu através do manejo das plantas, evitando-se, por exemplo, através da utilização da pastagem pelos animais, que a planta entre em fase de floração.

Genético

Os fatores genéticos podem desempenhar importante papel na determinação da quantidade de inibidores produzidos por uma determinada planta, e a sensibilidade da planta aos fatores de estresse a que são submetidas. Putnam & Duke (1974) estudaram 526 acessos de pepinos e encontraram que alguns foram fortemente alelopáticos para duas plantas invasoras. Mais recentemente, Fay & Duke (1977) observaram que alguns acessos de aveia foram alelopáticos para algumas plantas invasoras, enquanto para outras não.

Os efeitos alelopáticos do sorgo são causados primariamente por certas substâncias fenólicas (Burgos-Leon et al., 1980). Woodhead (1981) relatou que a concentração do ácido fenólico nas folhas de um mesmo nó diferem consideravelmente entre dez cultivares de *S. bicolor*, crescidos em condições similares.

Tabela 1. Efeitos de extratos aquosos da parte aérea do capim-marandu, colhida em diferentes fases de desenvolvimento, na germinação (%) de sementes de diferentes espécies de plantas.

Espécie receptora	Testemunha	Fase de desenvolvimento das plantas	
		Vegetativa	Reprodutiva
<i>S. guianensis</i> Mineirão	78,33a	64,00b	77,33a
<i>S. guianensis</i> Bandeirante	70,00a	59,33b	69,00a
<i>Pueraria phaseoloides</i>	90,00a	78,67b	87,00a
<i>Urena lobata</i>	88,00a	66,00c	72,00b
<i>Mimosa pudica</i>	82,00a	17,33c	52,00b
<i>Stachytarpheta cayennensis</i>	67,33a	24,00c	40,67b
<i>Cassia occidentalis</i>	88,67a	50,00c	69,67b
<i>Cassia tora</i>	92,00a	63,33b	91,00a

Médias seguidas de letras iguais, na linha, não diferem pelo teste de Tukey (5%).

Fonte: Souza Filho & Alves (2000).

Existem grandes diferenças na concentração de muitos terpenóides em *Juniperus scopulorum*, devido às variações no genótipo (Adams & Hagerman, 1977). Tais diferenças poderiam causar pronunciadas mudanças no potencial alelopático desta espécie. Esse aspecto foi mensurado por Burgos et al. (1999), que analisaram a concentração de DIBOA [2,4-dihydroxy-1,4-(2H)-benzoxazine-3-one] e BOA [2-(3H)-benzoxazolinone], descritos como os mais importantes aleloquímicos produzidos por *Secale cereale* (centeio), em oito cultivares, coletadas nas idades de 30, 45, 60 e 75 dias após o plantio. Foi observado que a produção total de DIBOA e BOA variou de 137 a 1.469 µg/g de tecido seco entre as oitos cultivares. Bonel e Pastas foram as cultivares com os mais altos e baixos níveis, respectivamente, de ácido hidroxâmico. A máxima concentração total do ácido hidroxâmico na cultivar Bates foi obtido aos 60 dias após o plantio.

Patógenos e predadores

Consideráveis evidências têm sido apresentadas mostrando que a infecção por muitos patógenos causam marcados aumentos na concentração de fenóis e outros tipos de substâncias químicas na planta. Woodhead (1981) mostrou que várias cultivares de sorgo infectadas com *Sclerospora sorghi* ou *Puccinia purpurea* aumentaram a concentração de fenóis em condições de campo.

Em plantas de sorgo, as quais são hospedeiras de *Atherigona soccata* ou *Chilo partellus*, também tem sido observado grande aumento na concentração de fenóis (Woodhead, 1981). Existem boas evidências de que tais acréscimos em alguns desses produtos secundários da planta aumentam a resistência de pelo menos algumas plantas ao patógeno ou predador, porém ninguém tem investigado a possibilidade de que tais acréscimos no aleloquímico pode aumentar o efeito alelopático da planta infectada.

Distribuição dos Agentes Alelopáticos nas Plantas

Aparentemente, todas as partes das plantas podem conter compostos secundários com atividades alelopáticas. Em diferentes bioensaios, eles já foram encontrados nas folhas, nos caules, rizomas, raízes, frutos, inflorescências, cascas de diferentes partes das plantas e nas sementes de várias espécies de plantas. A distribuição dessas substâncias na planta não é uniforme, tanto no aspecto qualitativo como quantitativo, no espaço e no tempo (Harbone, 1972). Normalmente, as quantidades dos aleloquímicos são maiores nos tecidos da epiderme, quando esses exercem a função de defesa (McKey, 1974). Em estudos com as gramíneas forrageiras *Brachiaria humidicola*, *Brachiaria decumbens* e *Brachiaria brizantha*, Souza Filho et al. (1997) observaram que as principais fontes de substâncias alelopáticas, solúveis em água, nestas espécies foram, em ordem decrescente, parte aérea, raízes e sementes (Tabela 2).

Tabela 2. Variações na atividade potencialmente alelopática de espécies de gramíneas forrageiras, em função da fonte dos extratos.

Bioensaios	Parte das plantas doadoras		
	Sementes	Parte aérea	Raízes
Germinação	8,7	18,7	7,8
Alongamento da raiz	18,8	30,6	27,5
Média	13,7	24,6	17,7

Fonte: Souza Filho et al. (1997).

Entretanto, não há um padrão fixo de distribuição das substâncias alelopáticas nas plantas. Rao (1990) mostra que os flavonóides estão usualmente presentes em maiores quantidades nas raízes do que no colmo. Segundo ainda esse autor, os isoflavonóides podem ser encontrados em concentrações que vão desde 1nmol até 7,5 nmol/g de peso fresco em raízes de diferentes plantas. O *Sorghum bicolor* contém substâncias fenólicas em todos os estágios de crescimento das plantas, com níveis mais altos nas folhas e glumes comparados ao colmo e cariópse (Waniska et al., 1988). Análise realizada em quatro genótipos de sorgo, fenóis como os ácidos cumárico e ferúlico, foram encontrados em maiores concentrações no colmo do que no limbo ou bainha das folhas (Chermey et al. 1991). Estudos desenvolvidos com diferentes híbridos de *Soeghum bicolor* mostraram que a concentração total de fenóis, em diferentes partes das plantas, variou entre os híbridos, dentro dos híbridos e entre as estações de crescimento (Bem-Hammounda et al. 1995).

A mimosina é um aminoácido não protéico que tem sido apresentado como um potente agente alelopático (Kuo et al. 1982; Tawata & Hongo, 1987). Analisando os efeitos de extratos aquosos, preparados a partir de sementes, parte aérea (folhas + colmos) e de raízes de *Leucaena leucocephala* (leucena), sobre a germinação de sementes e o alongamento das radículas de três espécies de gramíneas forrageiras (*B. humidicola*, *B. decumbens* e *B. brizantha*), Souza Filho et al. (1999) observaram que o extrato aquoso de sementes foi o que efetivou as reduções de maior magnitude nos parâmetros analisados, independentemente das espécies receptoras. O extrato da parte aérea exibiu efeitos inibidores da germinação das sementes e do alongamento da radícula, superiores aos de raízes (Tabela 3). Esses resultados indicam que as sementes da leucena se constituem na principal fonte de substâncias alelopáticas, solúveis em água, responsáveis pelos efeitos alelopáticos dessa leguminosa forrageira. Friedman & Waller (1983) mostram que as sementes contêm altas concentrações de aminoácidos não-protéicos. Desta maneira, quando os efeitos alelopáticos estiverem relacionados com compostos dessa natureza, muito provavelmente a principal fonte da substância estará nas sementes.

Heisey (1990/1996) analisou a distribuição de fitotoxinas em plantas de *Ailanthus altissima*, uma espécie arbórea originária da China. Os resultados indicaram que a casca, especialmente das raízes, produziram os extratos com maior toxicidade. Folíolos, ráquis e brotos de plântulas exibiram toxicidade intermediária. A madeira de todas as localizações, cascas do tronco e inflorescência jovens tinham baixa atividade. As raízes das plântulas produziram efeitos estimulatórios. Esses resultados mostram que os tecidos de *A. altissima*, principalmente sobre ou próximo do exterior (casca e folhas), tem maior atividade aleloquímica do que os tecidos internos.

Tabela 3. Variações na atividade potencialmente alelopáticas de *Leucaena leucocephala* em função da fonte do extrato. Dados expressos como proporção em relação aos valores do controle.

Bioensaio	Espécie receptora	Parte da planta doadora		
		Sementes	Parte aérea	Raízes
Germinação	<i>B. humidicola</i>	0,425	0,755	1,00
	<i>B. decumbens</i>	0,430	0,654	1,00
	<i>B. brizantha</i>	0,588	0,584	0,827
Alongamento	<i>B. humidicola</i>	0,515	0,368	0,635
Radicula	<i>B. decumbens</i>	0,142	0,575	0,861
	<i>B. brizantha</i>	0,337	0,905	0,974

Fonte: Souza Filho et al. (1999).

Estudos de mesma natureza desenvolvidos por Chauhan et al. (1989), envolvendo os extratos aquosos de folhas, colmos e cascas de cerca de cem espécies de angiospermas, gimnospermas e pteridófitas, mostraram que os extratos aquosos de muitas das espécies testadas inibiram tanto a germinação das sementes como o crescimento das plântulas da espécie receptora (*Cucyta reflexa*). A máxima inibição foi obtida com os extratos de *Azadirachta indica*. O exame dos efeitos promovidos pelas diferentes fontes de extratos, indicou as folhas como principal fonte de substâncias inibidoras, sendo seguido pela casca e, em menor grau, pelos colmos.

Kholdebarin & Oertli (1992) desenvolveram estudos com o objetivo de identificar a principal fonte de substâncias alelopáticas presentes em plantas de *Camellia sinensis* L. e de várias espécies de carvalho (*Quercus borealis*, *Q. petraea* e *Q. robur*). Os efeitos foram avaliados sobre o processo de nitrificação. Os resultados mostraram que as folhas e as sementes inibiram a produção de NO_3 em 23% e 52%, respectivamente, indicando que entre os tecidos testados, o cotilédone das sementes continha mais substâncias alelopáticas, as quais interferem com a nitrificação.

A distribuição de um determinado aleloquímico não parece ser uniforme dentro de uma determinada parte da planta. Corcuera et al. (1992) estudaram a distribuição dos ácidos hidroxâmicos e da gramina em folhas de trigo e cevada, e observaram que em cevada, gramina foi encontrado 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. O ácido hidroxâmico não foi encontrado na epiderme ou nos exsudados do xilema.

As evidências apontam, também, que os produtos secundários não são sintetizados ou acumulados nas células o tempo todo durante a vida das plantas (Scott, 1974). A exemplo disso, as sementes freqüentemente contêm altas concentrações de tais compostos, os quais desaparecem relativamente rápido após a germinação e o desenvolvimento das plântulas (Janzen, 1971).

A concentração dos produtos secundários em muitas, se não em todas as plantas, pode variar diurnamente e, em alguns casos, mudanças expressivas tem sido mostradas, como ocorrendo em espaço de tempo de até uma hora (Seigler & Price, 1976), o que sugere que os metabólitos secundários são modificados e sua acumulação está sob controle genético.

Os ácidos hidroxâmicos estão presentes em todos os órgãos das plantas, sendo encontrado nas folhas, colmos e raízes de plantas de cereais, não estando presente, entretanto, nos grãos. O padrão de acumulação na parte aérea e raízes varia entre as espécies e também entre cultivares. Dentro da parte aérea das plantas de trigo e milho, os ácidos hidroxâmicos estão presentes no mesófilo como também nos feixes vasculares (Niemeyer & Perez, 1995).

A localização de um aleloquímico nas plantas, aparentemente está relacionado a dois aspectos: facilidade de liberação para o meio ambiente e função que desempenham na planta; o que pode tornar seus efeitos mais imediato e de maior magnitude. Aparentemente, quando os aleloquímicos estão envolvidos com o processo de defesa contra herbívoros e patógenos, eles provavelmente estão nos tecidos mais externos da planta, constituindo uma barreira contra a invasão desses inimigos. Entretanto, quando os aleloquímicos estão relacionados com os processos de competição por fatores essenciais como água, nutriente, luz e espaço físico, os aleloquímicos estariam localizados preferencialmente em tecidos mais internos, sendo então liberados para o meio ambiente quando a sobrevivência das plantas estivesse ameaçada.

Referências Bibliográficas

- ADAMS, R.P.; HAGERMAN, A. Diurnal variation in the volatile terpenoids of *Juniperus scopulorum* (Cupressaceae). **American Journal of Botany**, v.64, p.278-285, 1977.
- ARMSTRONG, G.E.; ROHRBAUGH, L.M.; RICE, E.L.; WENDER, S.H. The effects of nitrogen deficiency on the concentration of caffeoylquinic acids and scopolin in tobacco. **Phytochemistry**, v.9, p.945-948, 1970.
- ARMSTRONG, G.M.; ROHRBAUGH, L.M.; RICE, E.L.; WENDER, S.H. Preliminary studies on the effect of deficiency in potassium or magnesium on concentration of chlorogenic acid and scopolin in tobacco. **Proceedings Oklahoma Academic Science**, v.51, p.41-43, 1971.
- BARZ, W.; HORZE, W. Metabolism of flavonoids. In: HARBONE, J.B. (Ed.). **The flavonoids**. London: Chapman & Hall, 1975. p.916-969.
- BEM-HAMMOUDA, M.; KREMER, R.J.; MINOR, H.C.; SARWAR, M. A chemical basis for differential allelopathic potential of sorghum hybrids on wheat. **Journal of Chemical Ecology**, v.21, n.6, p.775-786, 1995.
- BRADOW, J.M.; CONNICK, W.J. Volatile seed germination inhibition from plant residues. **Journal of Chemical Ecology**, v.16, n.3, p.645-666, 1990.
- BURBOTT, A.J.; LOOMIR, W.D. Effects of light and temperature on the monoterpenes of peppermint. **Plant Physiology**, v.42, p.20-28, 1967.
- BURGOS-LEON, W.; GAURI, F.; NICOV, R.; CHOPART, J.L.; DOMMERGUES, Y. Etudes et travaux: un cas de fatigue des sols induite par la culture du sorgho. **Agronomy Tropical**, v.35, p.319-334, 1980.

BURGOS, N.R.; TALBERT, R.E.; MATTICE, J.D. Cultivar and age differentials in the production of allelochemicals by *Secale cereale*. **Weed Science**, v.47, p.481-485, 1999.

CAMM, E.L.; TOWERS, G.H.N. Phenylalanine ammonia-lyase. **Phytochemistry**, v.12, p.961-973, 1973.

CHAUHAN, J.S.; SINGH, N.K.; SINGH, S.V. Screening of higher plants for specific herbicidal principle active against dodder, *Cuscuta reflexa* Roxb. **Indian Journal of Experimental Biology**, v.27, p.877-884, 1989.

CHERNEY, D.J.R.; PATTERSON, A.; CHERNEY, J.H.; AXTELL, J.D. Fiber and soluble phenolic monomer composition of morphological components of sorghum stover. **Journal of Science Food Agriculture**, v.54, p.645-649, 1991.

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.

DEAR, J.; ARONOFF, S. Relative kinetics of chlorogenic and caffeic acids during the onset of boron deficiency in sunflower. **Plant Physiology**, v.40, p.458-459, 1965.

DEL MORAL, R. On the variability of chlorogenic acid concentration. **Oecologia**, v.9, p.289-300, 1972.

DOLLING, A.; ZACKRISSON, O.; NILSON, M.C. Seasonal variation in phytotoxicity of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn). **Journal of Chemical Ecology**, v.20, n.12, p.3163-3172, 1994.

EINHELLIG, F.A. Mechanism of action of allelochemicals in allelopathy. In: DARSHINI, K.M.M.; EINHELLIG, F.A. **Allelopathy: organisms, processes and applications**. Washington: American Chemical Society. 1995. p.97-116. (ACS. Symposium Series, 582).

- EINHELLIG, F.A.; RICE, E.L.; RISSER, P.G.; WENDER, S.H. Effects of scopoletin on growth, CO₂ exchange rates, and concentration of scopoletin, scopolin, and chlorogenic acids in tobacco, sunflower, and pigweed. **Bulletin of Torrey Botanical Club**, v.97, p.22-33, 1970.
- FAY, P.K.; DUKE, W.B. Na assessment of allelopathy potential in *Avena* germplasm. **Weed Science**, v.25, p.224-228, 1977.
- FOMENKÓ, B.S. Effect of ionizing radiation on the metabolism of some phenols in the shoots of plants differing in their radiosensitivity. **Biologicheskíe Nauki**, v.11, p.45-50, 1968.
- FRIEDMAN, J.; WALLER, G.R. Seeds as allelopathic agents. **Journal of Chemical Ecology**, v.9, p.1107-1117, 1983.
- HARBONE, J.B. **Phytochemical ecology**. London: Academic Press, 1972. 272p.
- HEISEY, R.H. Identification of na allelopathy compound from *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae) and characterization of its herbicidal activity. **American Journal of Botany**, v.83, n.2, p.192-200, 1996.
- HEISEY, R.M. Allelopathic and herbicidal effects of extracts from trees of heaven (*Ailanthus altissima*). **American Journal of Botany**, v.77, n.5, p.662-670, 1990.
- HOAGLAND, R.E. Chemical interactions with bioherbicides to improve efficacy. **Weed Technology**, v.10, n.3, p.651-674, 1996.
- JAFFE, M.J.; ISEMBERG, F.M.R. Red light photoenhancement of the synthesis of phenolic compounds and lignin in potato tuber tissue. **Phyton**, v.26, p.51-67, 1969.
- JANZEN, D.H. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology System**, v.2, p.465-492, 1971.

KATO-NOGUCHI, H. Effect of light-irradiation on allelopathic potential of germinating maize. **Phytochemistry**, v.52, n.6, p.1023-1027, 1999.

KHOLDEBARIN, B.; OERTLI, J.J. Allelopathic effects of plant seeds on nitrification: effects on ammonium oxidizers. **Soil Biology Biochemical**, v.24, n.1, p.59-64, 1992.

KOEPPE, D.E.; ROHRBAUGH, L.M.; RICE, E.L.; WENDER, S.H. The effect of X-radiation on the concentration of scopolin and caffeoylquinic acids in tobacco. **Radiation Botany**, v.10, p.261-265, 1970a.

KOEPPE, D.E.; ROHRBAUGH, L.M.; RICE, E.L.; WENDER, S.H. The effect of age and chilling temperature on the concentration of scopolin and caffeoylquinic acids in tobacco. **Physiology Plantarum**, v.23, p.258-166, 1970b.

KOEPPE, D.E.; ROHRBAUGH, L.M.; RICE, E.L.; WENDER, S.H. Tissue age and caffeoylquinic acid concentration in sunflower. **Phytochemistry**, v.9, p.297-301, 1970c.

KOEPPE, D.E.; ROHRBAUGH, L.M.; WENDER, S.H. The effect of varying UV intensities on the concentration of scopolin and caffeoylquinic acids in tobacco and sunflower. **Phytochemistry**, v.8, p.889-896, 1969.

KOEPPE, D.E.; SOUTHWICK, L.M.; BITTELL, J.E. The relationship of tissue chlorogenic acid concentration and leaching of phenolics from sunflowers grown under varying phosphate nutrient conditions. **Canadian Journal of Botany**, v.54, p.593-599, 1976.

KUO, Y.L.; CHOU, C.H.; HU, T.W. Allelopathy potential of *Leucaena leucecephala*. **Leucaena Research Report**, v.3, p.65-70, 1982.

LANGENHEIN, J.H. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. **Journal of Chemical Ecology**, v.20, n.6, p.1223-1282, 1994.

- LANGENHEUN, J.H. Plant resins. **American Scientist**, v.78, p.1624, 1990.
- LEHMAN, R.H.; RICE, E.L. Effect of deficiencies of nitrogen, potassium and sulfur on chlorogenic and scopolin in sunflower. **American Midland Naturalist**, v.87, p.71-80, 1972.
- MANN, J. **Secondary metabolism**. Oxford: Oxford University Press. 1987. 374p.
- McKEY, D. Adaptive patterns in alkaloid physiology. **American Naturalist**, v.108, p.305-320, 1974.
- 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.
- PUTNAM, A.R.; DUKE, W.B. Biological suppression of weeds: evidence for allelopathy in accessions of cucumber. **Science**, v.185, p.370-372, 1974.
- PUTNAM, A.R.; DUKE, W.B. Allelopathy in agroecosystems. **Annual Review of Phytopathology**, v.16, p.431-451, 1978.
- RAO, A.S. Roots flavonoids. **The Botanical Review**, v.56, n.1, p.1-55, 1990.
- RICE, E.L. **Allelopathy**. New York: Academic Press. 1984. 422p.
- SCOTT, A.I. Biosynthesis of natural products. **Science**, v.184, p.760-764, 1974.
- SEIGLER, D.; PRICE, P.W. Secondary compounds in plants: primary function. **American Naturalist**, v.110, p.101-105, 1976.

SOUZA FILHO, A.P.S.; ALVES, S.; DUTRA, S. Variações na atividade potencialmente alelopática do capim-marandu em função do estágio de desenvolvimento das plantas. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 37., 2000. Viçosa, MG. **Anais...** Viçosa: SBZ, 2000. CD-ROM.

SOUZA FILHO, A.P.S.; RODRIGUES, T.J.D.; RODRIGUES, L.R.A. Allelopathy interaction among forage grasses and legumes. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 18., 1997. Manitoba, Saskatoon. **Proceedings...** Manitoba Saskatoon, 1997. p.61-62.

SOUZA FILHO, A.P.S.; RODRIGUES, T.J.D.; RODRIGUES, L.R.A.; REIS, R.A. Effects of aqueous extracts of *Leucaena* on germination and radicle elongation of three forage grasses. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G.; CUTLIE, H.G. **Recent advances in allelopathy: a science for the future.** Cadiz: International Allelopathy Society, 1999. v.1, Cap.37, p.393-396.

TAWATA, S.; HONGO, F. Mimosine allelopathy of *Leucaena leucocephala*. **Leucaena Research Report**, v.6, p.40-41, 1987.

TAYLOR, A.O. Some effects of photoperiod on the biosynthesis of phenylpropane derivatives in *Xanthium*. **Plant Physiology**, v.40, p.273-280, 1965.

TSO, T.C.; KASPERBAVER, M.J.; SOROKIN, T.P. Effect of photoperiod and end-of-day light quality on alkaloids and phenolic compounds of tobacco. **Plant Physiology**, v.45, p.330-333, 1970.

TSO, T.C.; SOROKIN, T.P.; ENGELHAUPT, M.E.; ANDERSON, R.A.; BORTNER, C.E.; CHAPLIN, J.F.; MILES, J.D.; NICHOLS, B.C.; SHAW, L.; STREET, O.E. Nitrogenous and phenolic compounds of nicotina plants. I. Field and greenhouse grown plant. **Tobacco Science**, v.11, p.133-136, 1967.

WANISKA, R.D.; RING, A.S.; DOHERTY, C.A.; POE, J.H.; ROONEY, L.W. Inhibitors in sorghum biomass during growth and processing into fuel. **Biomass**, v.15, p.155-164, 1988.

WARDLE, D.A. Allelopathic in New Zealand pasture grassland ecosystem. **New Zealand Journal of Experimental Agriculture**, v.15, p.243-255, 1987.

WATANABE, R.; McILRATH, W.J.; SKOK, J.; CHORNEY, W.; WENDÉR, S.H. Accumulation of scopoletin glucoside in boron-deficient tobacco leaves. **Archives Biochemistry and Biophysics**, v.94, p.241-243, 1961.

WOODHEARD, S. Environmental and biotic factors affecting the phenolic content of different cultivars of *Sorghum bicolor*. **Journal of Chemical Ecology**, v.7, p.1035-1047, 1981.

ZUCKER, M. The influence of light on synthesis of protein and chlorogenic acid in potato tuber tissue. **Plant Physiology**, v.38, p.575-580, 1963.