

*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 6

# Mecanismos de Ação dos Agentes Alelopáticos

Antonio Pedro da Silva Souza Filho, Sérgio de Mello Alves

O modelo de ação dos aleloquímicos pode, amplamente, ser dividido em ações diretas e indiretas. As ações indiretas podem incluir efeitos que promovem alterações nas propriedades do solo, sua situação nutricional, bem como, alterações na população e/ou atividade de organismos, insetos, nematóides e outras. O modelo de ação direta envolve os efeitos dos aleloquímicos sobre vários aspectos do metabolismo e desenvolvimento das plantas (Rizvi et al. 1992). Comparativamente, este último modelo tem recebido mais atenção por parte da pesquisa. As substâncias alelopáticas podem entrar em contato com as plantas-alvo de formas direta e indireta. Swain (1977) ressalta que quando interações entre plantas e insetos, plantas e doenças ou plantas e animais são consideradas, os efeitos são freqüentemente diretos, enquanto que a interação entre plantas e plantas pode ocorrer por vários períodos de tempo e freqüentemente os efeitos são mais indiretos e complicados, uma vez que fatores ambientais estão envolvidos. As substâncias alelopáticas liberadas por lixiviação ou volatilização podem ser transferidas diretamente entre as plantas doadoras e receptoras, através da absorção pela epiderme foliar ou até mesmo pelas raízes, bem como 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 alelopáticos agem nas plantas-alvo é um tópico relevante em alelopatia. Apesar dessa importância, se tem pouco esclarecimento com relação aos mecanismos pelos quais diferentes tipos de substâncias exercem suas funções. Para Rice (1984), uma das razões para esse fato reside nas dificuldades em se separar os efeitos secundários das causas primárias.

À luz do atual conhecimento, aceita-se que um determinado organismo seja capaz de produzir diversos aleloquímicos, e que, entre esses, se desencadeiam diversas interações. Os sintomas que se observam na planta-alvo são determinados pelo conjunto dos efeitos promovidos pelos diferentes aleloquímicos, tornando-se difícil, mesmo depois de identificados, estabelecer qual deles provoca os sintomas observados.

Freqüentemente, os trabalhos desenvolvidos para avaliar o modo de ação de agentes alelopáticos têm sido feitos 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, eles ainda levam à conclusão que os aleloquímicos interferem em diferentes processos metabólicos primários das plantas e nos sistemas reguladores de crescimento das plantas superiores.

Einhellig (1986) estabeleceu ações hipotéticas sequenciais para os efeitos de aleloquímicos sobre determinada planta, e deixa claro as perturbações que se desencadeiam quando um dado aspecto fisiológico é afetado por um determinado agente alelopático (Fig. 1).

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 uma substância alelopática é mais um fator complicador no entendimento das interações entre efeito e causa. As cumarinas, por exemplo, tem

sido citadas como capazes de afetar diferentes funções fisiológicas da planta, que vão desde a inibição da fotossíntese, à respiração e à síntese protéica. Atividades fisiológicas, como a respiração, podem ser afetadas por um conjunto de substâncias alelopáticas como a juglona, uma variedade de compostos aromáticos, fenóis e cumarinas, aldeídos e flavonóides (Einhellig, 1986). Isto posto, fica evidente a impossibilidade de se identificar uma substância alelopática a partir de um ou mais sintomas observados em uma planta.

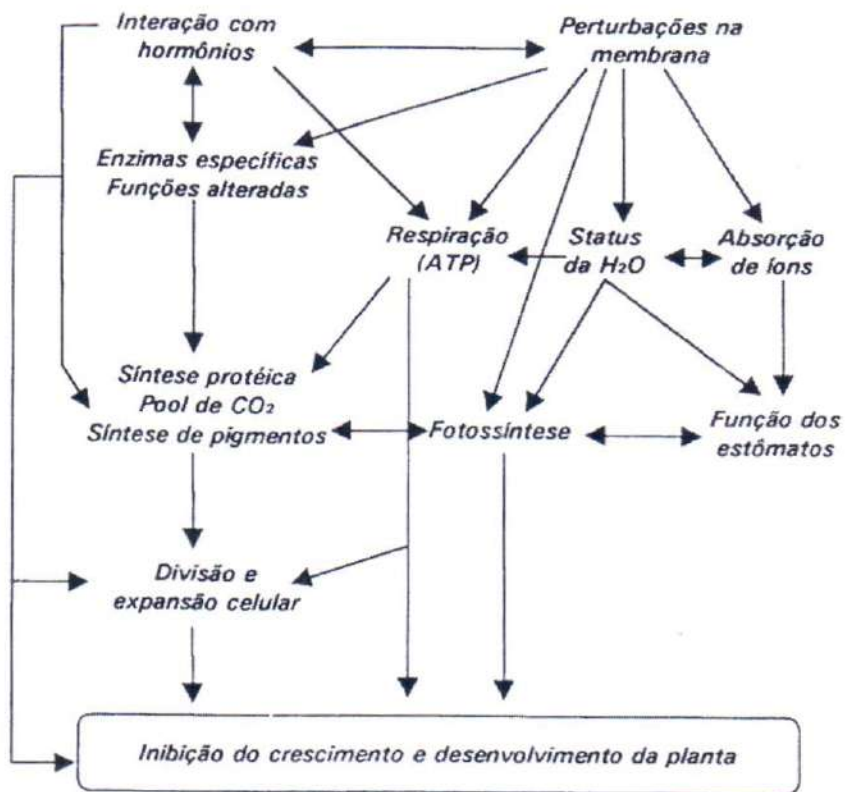


Fig. 1. Ação hipotética sequencial para os efeitos de aleloquímicos fenóis sobre planta superior.

Fonte: Einhellig (1986).



É reconhecido que os aleloquímicos interferem em muitos dos processos metabólicos primários, como também, nos sistemas que regulam o crescimento das plantas superiores. A separação dos efeitos primários de uma substância alelopática de seus efeitos secundários tem sido difícil, e é provável que tal separação não seja viável.

A atividade biológica de um aleloquímico depende tanto da concentração do aleloquímico como do limite de resposta da espécie afetada. O limite da inibição para uma substância não é constante, porém está intimamente relacionada à sensibilidade da espécie receptora, aos processos da planta e às condições ambientais.

A seguir, são apresentados processos e funções fisiológicas as quais são afetados por agentes alelopáticos.

## **Efeitos sobre o crescimento**

O principal critério usado na determinação da presença ou atividade relativa de um agente alelopático são as mudanças no tamanho e no peso do organismo teste. A divisão e o alongamento celular são duas fases essenciais do desenvolvimento, e os mecanismos que comandam os efeitos de toxinas conhecidas sobre esses processos podem ser um ponto de partida para o entendimento dos mecanismos de ação.

Os poucos dados disponíveis mostram que a divisão e o alongamento celular podem ser afetados de diferentes formas. Cornman (1946) observou que a cumarina bloqueou toda a mitose em raízes de cebola e lírio em 2 e 3 horas, respectivamente. Os efeitos iniciais observados foram a inibição do alongamento celular, com a resultante interrupção da anáfase e o acúmulo da metáfase. Jankay & Müller (1976) relatam que a umbeliferona

diminuiu a taxa de alongamento das células em raízes de pepino, porém aumentou a expansão radial. Terpenos voláteis de folhas maceradas de *Salvia leucophylla* inibem, completamente, a mitose em raízes de plântulas de *Cucumis sativus* (Müller, 1965). Além disso, foi observado pelo autor a inibição do alongamento das células das raízes e hipocótilo.

É aceito que vários aleloquímicos fenólicos têm a capacidade de alterar a biossíntese dos principais constituintes da planta ou a distribuição do carbono no pool celular, refletindo no crescimento. Van Sumere et al. (1971) encontraram que as cumarinas, e um grupo de ácidos cinâmicos e benzóicos e um aldeído inibiram a absorção e incorporação da fenilalanina  $-^{14}\text{C}$  pelas células de levedura. Cameron & Julian (1980) indicaram que a inibição da síntese protéica pelos ácidos cinâmico e ferúlico foi um confiável indicador de sua ação sobre o crescimento de alface.

Aparentemente, a influência dos compostos fenólicos no pool metabólico não é sempre prognosticado. Danks et al. (1975) encontraram que a incubação de células com glucose – UL- $^{14}\text{C}$  mais ácido ferúlico (100  $\mu\text{M}$ ) ou ácido cinâmico (10 $\mu\text{M}$ ) reduziu o fluxo de carbono para proteínas. No entanto, os efeitos das duas substâncias sobre outro pool foi diferenciado. O ácido ferúlico promoveu a incorporação de lipídios solúveis, e decresceu as frações dos ácidos orgânicos e aminoácidos solúveis. O ácido cinâmico elevou a concentração dos aminoácidos solúveis e não promoveu o incremento nos lipídios.

O envolvimento de substâncias alelopáticas com o balanço de hormônios, envolvidos com a regulação do crescimento das plantas é, sem dúvida, outro provável mecanismo de interferência alelopática no crescimento das plantas. As evidências disponíveis mostram que o mecanismo de ação alelopática para várias substâncias fenólicas é a interação com o

ácido indolacético (AIA) (Einhellig, 1986). Muitas investigações têm corroborado que os ácidos fenólicos podem ser divididos em dois grupos: aqueles que são repressores da destruição do AIA (por exemplo, clorogênico, caféico, ferúlico e outros) e aqueles que estimulam o AIA-oxidase (*p*-cumárico, *p*-hidroxibenzóico, vanílico, seringica, etc) (Lee et al. 1982). Lee (1980) também relata que o ácido *p*-cumárico, ácido ferúlico e 4-metilumbeliferona inibiram a formação de ligações AIA e, conseqüentemente, causou um acúmulo de AIA livre, independentemente da enzima oxidativa.

Ensaio desenvolvidos com secções de coleoptilo de aveia e ervilha incubado com fenóis e AIA ilustraram que os monofenóis estimularam a descarboxilação do AIA, enquanto os polifenóis induziram o AIA através de uma ação sinérgica (Tomaszewski & Thimann 1966). Lee & Skoog (1965) relataram que os ácidos monohidroxibenzóico estimularam a inativação do AIA, e a ordem dos efeitos foram: ácido 2-, 3- e 4-hidroxibenzóico e ácido 2,4-dihidroxibenzóico estimularam a inativação e o ácido 3,4-dihidroxibenzóico o inibiu.

O crescimento das plantas também pode ser comprometido através da ação dos aleloquímicos na atividade das giberelinas. Agentes alelopáticos como a cumarina, ácido cinâmico e vários compostos fenólicos inibem a giberelina, que é um indutor do crescimento, porém em menor intensidade do que os taninos, em concentrações similares (Rice, 1984). Uma variedade de taninos inibiu a giberelina e reduziu a síntese da amilase e da fosfatase ácida em endosperma de cevada (Corcoran et al. 1972).

Ray et al. (1980) mostram que muitos fenólicos ativam o ácido abscísico (ABA). Cumarinas, e ácidos ferúlico e gálico e taninos e ácido cinâmico inativam ácido abscísico (ABA) do hipocótilo, em concentração de 10  $\mu$ M.

## Efeitos sobre a permeabilidade da membrana

Existe um conjunto de dados disponíveis mostrando que um dos principais efeitos dos ácidos fenólicos está associado à desestruturação da membrana. Glass & Dunlop (1974) encontraram que as membranas das células das raízes de cevada foram rapidamente despolarizadas pelos ácidos benzóico e cinâmico a 250  $\mu\text{M}$ . Trabalhos desenvolvidos posteriormente por Harper & Balke (1981) confirmaram que essas substâncias causam mudanças não-específicas na permeabilidade da membrana a cátions e ânions. Balke (1985) relata em seu trabalho que os agentes aleloquímicos podem ainda alterar a atividade da ATPase da membrana.

Roshchina & Roshchina (1970) testaram lixiviados de folhas de 32 espécies de plantas sobre a permeabilidade da membrana de raízes de beterraba à antocianina, durante um período de exposição de 15 a 20 horas, a temperatura de 26 °C. As folhas de 14 espécies aumentaram a permeabilidade da membrana à antocianina. Uma forte ação foi mostrada por *Acer campestre*, *Betula verrugosa*, *Cotinus coggygria*, *Padus racemora*, *Populus nigra*, *Rhus typhina* e *Sorbus aucuparia*.

Keck & Hodges (1973) ressaltam que a toxina victorin produzida por *Helminthosporium victorial* aumenta drasticamente a permeabilidade da membrana plasmática e do tonoplasto das células das raízes em cultivares susceptíveis de *Avena sativa*, porém não em cultivares resistentes.

Aescina, um triterpeno glicosídeo, induziu à perda de material ribonucleotídeo, nucleosídeo e pentose fosfato ou pentose hidroxiprolina de *Ophiobolus graminis* e *Neurospora crassa* (Olsen, 1975). A perda da viabilidade parece estar correlacionada com a perda de oligonucleotídeos das células. *Aspergillus niger* foi relativamente insensível ao inibidor, e a aescina induziu perdas apenas da pentose ou pentose fosfato.



## Efeitos sobre a absorção de nutrientes

Harper & Balbe (1981) estudaram os efeitos dos ácidos salicílico e ferúlico na absorção de potássio pelos tecidos de raízes da aveia (*Avena sativa*). O ácido salicílico foi mais inibitório do que o ferúlico. O grau de inibição foi dependente tanto da concentração como do pH da solução de absorção. Com a diminuição do pH, os efeitos inibitórios dos fenóis aumentaram. Durante os estágios iniciais de incubação, o tempo requerido para inibir a absorção do  $K^+$  foi, também, dependente da concentração e do pH.

Conquanto muitos investigadores têm demonstrado que considerável número de substâncias alelopáticas inibem ou estimulam a absorção de íons. É evidente que a absorção ativa requer energia para sua atividade, e vários trabalhos têm demonstrado que os agentes alelopáticos afetam a respiração e a fosforilação oxidativa. A absorção de íons também pode ser comprometida via ação dos aleloquímicos na ATPase, que está envolvida com o transporte de íons pela membrana (Balke & Hodges, 1977).

Danks et al. (1975) examinaram a influência do ácido ferúlico sobre a absorção de íons (Mg, Ca, K, P, Fe, Mn e Mo) durante um ciclo de 14 dias de crescimento. Em geral, a taxa de absorção foi mais alta nas células tratadas com o ácido do que o controle; em células mais velhas e menores do que em células com três a cinco dias de idade. O grau de inibição da absorção também variou com a idade. A absorção pelas células jovens (4 dias) foi inibida em 50%, em altas concentrações, e aproximadamente 25% em baixas concentrações.

Buchholtz (1971) observou que plantas de trigo crescidas em áreas infestadas com a invasora *Agropyron repens* aparentemente sofrem de deficiência de vários elementos minerais, particularmente o nitrogênio e o potássio. As plantas colhidas em áreas infestadas pelas invasoras continham baixos

níveis de nitrogênio e potássio, quando comparadas com àquelas plantas de áreas não infestadas pela invasora. A adubação pesada com nitrogênio e potássio nas áreas infestadas com o *A. repens* não promoveu aumentos na produção do trigo, e apenas uma pequena fração do adubo adicionado foi absorvido pela invasora.

Utilizando raízes de trigo sensíveis a uma toxina de *Helminthosporium carbonum* raça I, Yoder & Scheffer (1973) observaram que a toxina promoveu a remoção do nitrato da solução, e o acúmulo nos tecidos das raízes tratadas com a toxina foi duas vezes mais rápido do que o controle. A absorção pelas raízes foi estimulada, tendo esse estímulo ocorrido na presença de tungstato, o qual eliminou a atividade da redutase nitrato, e a toxina não causou perdas de nitrato das raízes sob as condições experimentais empregadas. Desta maneira, o aumento da acumulação do nitrato foi propiciado pelo aumento da absorção e não pela diminuição do metabolismo ou por perdas de nitrato.

## Efeitos sobre a fotossíntese

Não existem muitos relatos na literatura sobre as interferências de aleloquímicos sobre a fotossíntese das plantas. As evidências disponíveis, no entanto, mostram que os agentes alelopáticos podem afetar diretamente a atividade fotossintética das plantas, como também, indiretamente, através de efeitos sobre os estômatos ou conteúdo de clorofilas, por exemplo. Einhellig et al. (1993) analisaram os efeitos do sogoleone (SGL), um p-benzoquinona exsudada pelas raízes do *Sorghum bicolor* sobre a fotossíntese da *glycine max*. Os resultados mostraram que concentrações tão baixas quanto 10  $\mu\text{M}$  de SGL são capazes de promover inibições na evolução do oxigênio em mais do que 50%. Em testes conduzidos em cloroplastos isolados de *Pisum sativum* verificou-se que o SGL é um potente inibidor do  $\text{CO}_2$ .

Hejl et al. (1993) observaram reduções na atividade fotossintética de folhas de soja submetidas a 10  $\mu\text{M}$  de juglona. O tratamento com juglona estimulou a absorção do oxigênio em mitocôndrias isoladas de soja. Os autores concluíram que as perturbações nas funções do cloroplastos e das mitocôndrias podem contribuir para a redução no crescimento das plantas.

Zaluzanim -C, que é uma substância isolada da *Zaluzania trilobata*, embora pouco se conheça a respeito de seu papel ecológico, provavelmente comporta-se como um agente alelopático, interferindo no metabolismo de outros organismos. Lotina-Hensen et al. (1992) observaram que Zaluzanim -C afetou a síntese de ATP, absorção de prótons e o transporte de elétrons em folhas de *Spinacea oleracea*.

Einhellig et al. (1970) encontraram que a atividade inibitória da escopoletina sobre o crescimento de plantas estava correlacionada aos decréscimos na fotossíntese líquida, porém nenhum efeito foi observado na taxa de respiração. As evidências indicam que o efeito da escopoletina sobre a fotossíntese líquida foi a causa da redução do crescimento, porém não eliminaram outras prováveis causas.

Tratando plantas de tabaco e de girassol com concentrações de  $10^{-3}$  e  $5 \times 10^{-5}$  M de escopoletina e ácido clorogênico - através da imersão das raízes -, Einhellig & Kuan (1971) observaram que essas plantas exibiram fechamento dos estômatos por vários dias após o tratamento. Einhellig (1971) observou que solução de tanino a  $10^{-3}$  M propiciou significativa redução na abertura dos estômatos em plantas de tabaco até cinco dias após o tratamento. Porém a  $10^{-4}$  M a solução de tanino não afetou a abertura dos estômatos na mesma planta, embora tenha reduzido o crescimento das plantas.

*Helminthosporium maydis* é apresentado com produtor de uma toxina que causa rápida inibição da fotossíntese em folhas de milho. Porém, as atividades de transporte de elétrons, de fosforilação e de absorção de prótons, em cloroplastos isolados, não foram afetados. Entretanto, a toxina foi apontada por ter efeito direto sobre o funcionamento dos estômatos, via inibição da absorção de potássio pelas células guardas, comprometendo a abertura dos estômatos (Arntzen et al. 1973).

O tratamento do cloroplasto de ervilha com um agente alelopático de baixo peso molecular (1000 a 1500) produzido por uma alga verde (*Pandoria morum*) resultou numa forte inibição do fluxo de elétrons não ligados com metilviologen como receptor de elétrons e água ou hidroxiquinona como doador de elétrons. O fluxo de elétrons, no fotossistema II (água para dimetilquinona mais dibromotimoquinona) foi marcadamente inibido, enquanto o fluxo de elétrons no fotossistema I (diaminodureno para metilviologen) não foi afetado (Patterson et al. 1979).

Reduções na concentração de clorofila em folhas de plantas de soja em função do tratamento com concentrações de  $10^{-3}$  M com os ácidos caféico, *trans* cinâmico, *p*-cumárico, ferúlico, gálico e vanílico foram observados por Patterson (1981). Trabalhos desenvolvidos com a soja também indicaram reduções no conteúdo de clorofila, até seis dias após a aplicação dos ácidos ferúlicos, *p*-cumárico e vanílico.

## Efeitos sobre a respiração

Rasmussen et al. (1992) estudaram os efeitos do sorgoleone (SGL), uma substância hidrofóbica presente no exsudado das raízes do *Sorghum bicolor*, sobre as funções da mitocôndria. Os teste foram realizados em mitocôndrias isoladas de plântulas de soja e de milho estioladas. Os dados mostraram



que SGL é um potente inibidor dos estágios três e quatro da taxa de respiração da soja e do milho. O espectro de absorção indicou que SGL bloqueia o transporte de elétrons. Segundo os autores, a interrupção das funções mitocondriais pode ser um mecanismo mediado pelo SGL, inibindo o crescimento.

Testes envolvendo mitocôndrias mostram que uma variedade de classes de aleloquímicos tem a capacidade de interferir no metabolismo da respiração. Conquanto haja diferenças nas condições e metodologia dos estudos desenvolvidos, os dados mostram que a toxicidade dos aleloquímicos nas mitocôndrias varia em ordem de magnitude, obedecendo a seguinte ordem de atividade: quinonas>flavonóides>cumarinas>ácidos fenólicos (Einhellig, 1995).

Van Sumere et al. (1971) mostraram que várias quinonas, aldeídos, ácido benzóico e derivados do ácido cinâmico e cumarinas afetaram a taxa de absorção de oxigênio, enquanto outros o inibiram, notadamente as quinonas. Muitos dos compostos que estimulam a absorção do oxigênio pelas células da levedura baixaram a razão ADP/O, resultado da oxidação do NADH pela suspensão de mitocôndrias isoladas da cevada, provando não estar ligada à fosforilação oxidativa.

Petterson et al. (1979) observaram que os agentes alelopáticos produzidos por uma alga verde (*Pandorina morum*) inibiu marcadamente o transporte de elétrons em mitocôndrias isoladas de *Solanum tuberosum*, tendo a inibição ocorrido em algum ponto entre os fotossistemas. Stenlid (1970) menciona que os flavonóides interferem com a produção de ATP.



## Outros Tipos de Interferências Alelopáticas

Além dos efeitos apresentados no tópico anterior, a alelopatia tem ainda demonstrado que pode afetar outros processos que se desenvolvem nos agroecossistemas. O principal efeito observado está relacionado aos processos que controlam a utilização do nitrogênio disponível nesses agroecossistemas, os quais podem ser convertidos em produtos de interesse para a humanidade. Uma vez que o interesse do homem está voltado para a transformação desse nitrogênio pelas culturas de interesse agrônômico, é importante abordar os diferentes aspectos da interferência alelopática sobre o aproveitamento do nitrogênio.

A nitrificação é a oxidação da amônia a nitrato, mediada por microorganismos. O  $N-NO_3$  e o  $N-NH_4$  são as únicas formas inorgânicas de nitrogênio conhecidas por serem prontamente assimiladas pelas plantas, e sabe-se que as espécies de plantas não são iguais em suas habilidades em absorver e/ou utilizar o  $N-NO_3$  e o  $N-NH_4$  (Bigg & Daniel, 1978; Van Den Driessche, 1978). A quantidade absoluta de cada forma de nitrogênio disponível para as plantas é de extrema importância para a nutrição mineral. A aptidão diferencial entre certas espécies pode, em parte, estar diretamente relacionada a sua habilidade em absorver nitrogênio do solo com uma predominância de uma ou de outra forma de nitrogênio inorgânico disponível. Desta forma, a presença ou ausência de apreciável nitrificação é uma importante característica em comunidades de agroecossistemas, a qual pode influenciar a predominância do modo de absorção do nitrogênio pelas plantas.

Aparentemente, as substâncias alelopáticas podem comprometer desde os agentes fixadores de nitrogênio até outros processos que envolvem tanto a fixação do nitrogênio como a da nitrificação. Putnam & Weston (1986) resumiram um conjunto

de informações disponíveis na literatura, e apresentaram evidências que sugerem que os aleloquímicos podem inibir a nitrificação, e também a nodulação e a fixação do nitrogênio, diretamente através da inibição do *Rhizobium* e indiretamente pela redução do alongamento das raízes. Rice (1974) indica que tanto os fixadores de nitrogênio (*Rhizobium* e *Azotobacter*) como as bactérias nitrificantes (*Nitrobacter* e *Nitrosomonas*) são severamente inibidas por extratos de sementes de um grande número de plantas.

Lodhi & Killingbeck (1980) analisaram a influência das substâncias químicas produzidas por plantas de *Pinus ponderosa* (Dougl.) sobre a taxa de nitrificação, em condições de solo com pH de 7,25 a 7,75. As evidências obtidas mostraram que a redução na síntese do nitrato foi devido à produção e subsequente transferência para o solo de metabólitos secundários da planta, que foram tóxicos para as *Nitrosomonas*. Os inibitórios químicos da nitrificação incluíram o ácido caféico, o ácido clorogênico, quercetina e taninos condensados. Eles foram tóxicos para as *Nitrosomonas* no solo, causando reduções de 68% a 93% em relação ao controle. Esses resultados indicam que em comunidades de *Pinus ponderosa* há uma minimização da conversão do  $N-NH_4$  para  $N-NO_3$  pela inibição química da nitrificação.

Kapustka & Rice (1976) observaram que sete ácidos fenólicos, previamente identificados como aleloquímicos produzidos por plantas invasoras pioneiras, inibiram o crescimento de três assimiobioticos fixadores de nitrogênio: *Azotobacter chroococcum*, *Enterobacter aerogenes* e *Clostridium* sp.

Rice et al. (1980) encontraram que quatro dos cinco compostos fenólicos presentes na decomposição da palha de arroz inibiram o crescimento da *Anabaena cylindrica*, uma alga azul que fixa nitrogênio, muito importante nos campos de arroz. A combinação de todos os cinco compostos foi particularmente

efetiva na inibição do crescimento e fixação do nitrogênio. Rice et al. (1981) observaram efeitos inibitórios sobre o crescimento de três raças de *Rhizobium* por cinco compostos fenólicos presentes na decomposição da palha de arroz.

Rice (1992) analisou os efeitos dos agentes alelopáticos sobre a fixação simbiótica do nitrogênio. O resultado desse trabalho mostrou que os principais efeitos podem ser descritos como: a) os agentes alelopáticos agem como bactericida, reduzindo o número de bactérias simbióticas fixadoras do nitrogênio (*Rhizobium*); b) diminuem o número de nódulos produzidos; c) induzem falhas da nodulação; d) reduzem a formação da leghemoglobina em muitas leguminosas, diminuindo a quantidade de nitrogênio fixado, visto que essa fixação é diretamente proporcional ao conteúdo da leghemoglobina dos nódulos.

Os aleloquímicos podem, ainda, desempenhar importante papel no desenvolvimento de fungos micorriza, no solo. A exemplo desse aspecto, Boufalís & Pellissier (1994) verificaram que misturas de fenóis em concentração de  $10^{-7}M$  promoveram reduções na taxa respiratória de micorrizas. Estudos de mesma natureza realizados por Pellissier (1993) mostraram efeitos similares sobre a respiração dos fungos *Cenococcum grandiforme* e *Laccaria loccata*. Essas informações permitem a constatação de que os ácidos fenólicos da solução húmica do solo têm atividade biológica a concentrações extremamente baixas, sugerindo a contribuição de espécies de plantas produtoras de ácidos fenólicos para a inibição alelopática das micorrizas.



## Fatores que Interferem na Ação dos Aleloquímicos

Einhellig & Eckrich (1984) desenvolveram trabalhos visando testar a hipótese de que os efeitos alelopáticos do ácido ferúlico podem ser alterados pelas condições de temperatura do ambiente de crescimento. Os resultados indicaram que 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 o ácido ferúlico. O crescimento do sorgo a temperatura média de 37 °C, e da soja, a 34 °C apresentam maiores reduções no peso seco, causadas pelo ácido ferúlico, do que quando em ambiente 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 substâncias alelopáticas oriundas da decomposição de resíduos de culturas, Einhellig & Leather (1988) mostram que o tempo de decomposição, as condições climáticas, o tipo de solo e a posição relativa do resíduo em relação as plantas são cruciais. Os efeitos alelopáticos são freqüentemente mais severos em solos de textura leve e mal drenados; 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.

Um outro fator que parece desempenhar papel relevante na ação de um aleloquímico é o pH, conforme apresentado na Fig. 2. Como se pode 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. À concentrações igual ou superiores a  $10^{-5}$ M, a absorção foi substancialmente inibida a pH 4,5 e 5,5. Nenhuma inibição aparente ocorreu a pH 6,5 em concentrações abaixo de  $10^{-4}$ M; e a pH 7,5 foi observada apenas a concentração de  $5 \times 10^{-4}$ M e superior.

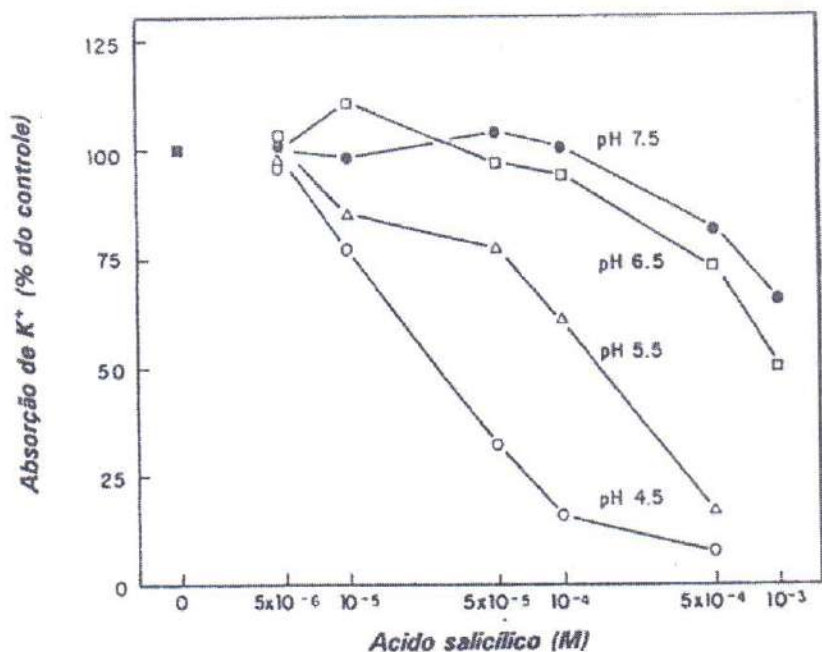


Fig. 2. Influência da concentração do ácido salicílico na absorção de  $K^+$  a quatro diferentes valores de pH.

Fonte: Harper & Balke (1981).



As informações disponíveis mostram ainda que a inibição de uma determinada planta-alvo depende de uma regular exposição ao agente alelopático (Blum & Rebeck, 1989). Ao que tudo indica, um pequeno, porém constante fluxo de aleloquímicos no solo, se continuamente absorvido pela espécie alvo, pode ter significativo efeito inibitório sobre o crescimento, embora altas concentrações na solução do solo nunca tenham sido atingidas (Williamson & Weidenhamer, 1990).

## Referências Bibliográficas

- ARNTZEN, C.J.; HAUGH, M.F.; BOBICK, S. Induction of stomatal closure by *Helminthosporium naydis*. **Plant Physiology**, v.52, p.569-594, 1973.
- BALKE, N.E. Effects of allelochemicals on mineral uptake and associated physiological processes. In: THOMPSON, A.C. **The chemistry of allelopathy**. Washington: American Chemical Society. 1985. p.161-178. (ACS. Symposium Series, 268).
- BALKE, N.E.; HODGES, T.K. Inhibition of ion absorption in oat roots: comparison of diethylstilbestrol and oligomycin. **Plant Science Letters**, v.10, p.319-325, 1977.
- BIGG, W.L.; DANIEL, T.W. Effects of nitrate ammonium and pH on the growth of conifer seedling and their production of nitrate reductase. **Plant and Soil**, v.50, p.371-185, 1978.
- BLUM, U.; REBECK, J. Inhibition and recovery of cucumbers roots given multiple treatments of ferulic acid in nutrient culture. **Journal of Chemical Ecology**, v.15, n.3, p.917-928, 1989.
- BOUFALIS, A.; PELLISSIER, F. Allelopathic effects of phenolic mixtures on respiration of two spruces mycorrhizal fungi. **Journal of Chemical Ecology**, v.20, n.9, p.2283-2289, 1994.

- BUCHHOLTZ, K.P. The influence of allelopathy on mineral nutrition. In: **Biochemical interaction among plants**. Washington: National. Academic Science, 1971. p.86-89.
- CAMERON, H.J.; JULIAN, G.R. Inhibition of protein synthesis in lettuce (*Lactuca sativa* L.) by allelopathic compounds. **Journal of Chemical Ecology**, v.6, p.989-995, 1980.
- CORCORAN, M.R.; GEISSMAN, T.A.; PHINNEY, B.O. Tannis as gibberellin antagonists. **Plant Physiology**, v.49, p.323-330. 1972.
- CORNMAN, J. Alteration of mitosis by coumarin and parasorbic acid. **American Journal of Botany**, v.33, p.217, 1946.
- DANKS, M.L.; FLETCHER, J.S.; RICE, E.L. Influence of ferulic acid on mineral depletion and uptake of  $^{86}\text{Rb}$  by Paul's scarlet rose cell- suspension cultures. **American Journal of Botany**, v.62, p.749-755, 1975.
- EINHELLIG, F.A. Effects of tannic acid on growth and stomatal aperture in tobacco. **Proceedings of the South Dakota Academic of Science**, v.50, p.205-209, 1971.
- 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. Mechanismo and mode of action of allelochemicals. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.S. (Ed.). **The science of allelopathy**. New York: John Wiley & Sons, 1986. p.171-188.

EINHELLIG, F.A.; ECKRICH, P.C. Interactions of temperature and ferulic acid stress on grain sorghum and soybeans. **Journal of Chemical Ecology**, v.10, n.1, p.161-170, 1984.

EINHELLIG, F.A.; LEATHER, G.R. Potential for exploiting allelopathy to enhance crop production. **Journal of Chemical Ecology**, v.14, n.10, p.1829-1844, 1988.

EINHELLIG, F.A.; RASMUSSEN, J.A.; HEJL, A.M.; SOUZA, I.F. Effects of root exudate sorgoleone on photosynthesis. **Journal of Chemical Ecology**, v.19, n.2, p.369-375, 1993.

EINHELLIG, F.A.; RICE, E.L.; RISSER, P.G.; WENDER, S.H. Effects of scopoletin on growth, CO<sub>2</sub> 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.

EINHELLIG, F. A.; KUAN, L. Effects of scopoletin and chlorogenic acid on stomatal aperture in tobacco and sunflower. **Bulletin of Torrey Botanical Club**, v.98, p.155-162, 1971.

GLASS, A.D.M.; DUNLOP, J. Influence of phenolic acids on ions uptake: IV. Depolarization of membrane potentials. **Plant Physiology**, v.54, p.855-858, 1974.

HARPER, J.R.; BALKE, N.E. Characterization of inhibition of K<sup>+</sup> absorption in oat roots by acid salicylic. **Plant Physiology**, v.68, 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.

JANKAY, P.; MULLER, W.H. The relationships among umbelliferone, growth, and peroxidase levels in cucumber roots. **American Journal of Botany**, v.63, p.126-132, 1976.



KAPUSTKA, L.A.; RICE, E.L. Acetylene reduction ( $N_2$ -fixation) in soil and old field succession in central Oklahoma. **Soil Biological Biochemistry**, v.8, p.497-503, 1976.

KECK, R.W.; HODGES, T.K. Membrane permeability in plants: changes induced by host-specific pathotoxins. **Phytopathology**, v.63, p.226-230, 1973.

LEE, T.T. Effects of phenolic substances on metabolism of exogenous indole-3-acetic acid in maize stems. **Physiology Plantarum**, v.50, n.2, p.107-112, 1980.

LEE, T.T.; SKOOG, F. Effects of hydroxybenzoic acids on indolacetic acid inactivation by tobacco callus extracts. **Physiology Plantarum**, v.18, p.577-585, 1965.

LEE, T.T.; STARRATT, A.N.; JEVNIKAR, J.J. Regulation of enzymic oxidation of indol-3-acetic acid by phenols: structure-activity relationships. **Phytochemistry**, v.21, n.3, p.517-523, 1982.

LODHI, M.A.K.; KILLINGBECK, K.T. Allelopathic inhibition of nitrification and nitrifying bacteria in a ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Dougl.) community. **American Journal of Botany**, v.67, p.1423-1429, 1980.

LOTINA-HENNSEN, B.; BERNAL-MORALES, C.; VIVAR, A.R.; PEREZ, A.L.C.; CASTRO, R.A.; AGUILAR-MARTINEZ, M. Inhibition of oxygen evolution by Zaluzanin-C. **Journal of Chemical Ecology**, v.18, n.11, p.1891-1900, 1992.

MULLER, C.H. Inhibitory terpenes volatilized from *Salvia* Shrubs. **Bulletin of Torrey Botanical Club**, v.92, p.38-45, 1965.

OLSEM, R.A. Triterpeneglycosides as inhibitors of fungal growth and metabolism. VIII. Induced leakage of nucleotide materials. **Physiology Plantarum**, v.33, p.75-82, 1975.

- PATTERSON, D.T. Effects of allelopathic chemicals on growth and physiological response of soybean (*Glycine max*). **Weed Science**, v.29, p.53-59, 1981.
- PATTERSON, G.M.L.; HARRIS, D.D.; COHEN, W.S. Inhibition of photosynthetic and mitochondrial electron transport by a toxin substance isolated from the alga *Pandorina morum*. **Plant Science Letters**, v.15, p.293-300, 1979.
- PELLISSIER, F. Allelopathic effect on phenolic acids from humic solutions on two spruce mycorrhizal fungi *Cenococcum grandiforme* and *Laccaria loccata*. **Journal of Chemical Ecology**, v.19, n.10, p.2105-2124, 1993.
- PUTNAM, A.R.; WESTON, L.A. Adverse impacts of allelopathy in agricultural systems. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.H. (Ed.). **The science of allelopathy**. New York: J. Wiley, 1986. p.43-55.
- RASMUSSEN, J.A.; HEJL, A.M.; EINHELLIG, F.A. Sorgholeone from root exudate inhibits mitochondrial functions. **Journal of Chemical Ecology**, v.18, n.2, p.197-207, 1992.
- RAY, S.D.; GURUPRASAD, K.N.; LALORAYA, M.M. Antagonistic action of phenolic compounds on abscisic acid – induced inhibition of hypocotyl growth. **Journal of Experimental Botany**, v.31, n.125, p.1651-1656, 1980.
- RICE, E.L. Allelopathic effects on nitrogen cycling. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. (Ed.). **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall. 1992. p.31-58.
- RICE, E.L. **Allelopathy**. New York: Academic Press. 1974. 353p.
- RICE, E.L. **Allelopathy**. New York: Academic Press. 1984. 422p.



RICE, E.L.; LIN, C.Y.; HUAG, C.Y. Effects of decomposing rice straws on growth of and nitrogen fixation by *Rhobium*. **Journal of Chemical Ecology**, v.7, p.333-344, 1981.

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** Taypei: Academica Sinica, v.21, p.111-117, 1980.

RIZVI, S.J.H.; HAQUE, H.; SING, V.K.; RIZVI, V. A discipline called allelopathy. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. (Ed.). **Allelopathy**. New York: Chapman & Hall. 1992. p.1-10.

ROSHCHINA, V.D.; ROSCHINA, V.V. Influence of water-soluble secretions from the woody species leaves on cytoplasm permeability for anthocyanin. In: GRODZINKY, A.M. (Ed.). **Physiological, biochemical basis of plant interaction in phytocenoses**. Kiev: Naukova-Dunka, 1970. p. 257-262.

STENLID, G. Flavonoids as inhibitors of the formation of adenosine triphosphate in plant mitochondria. **Phytochemistry**, v.9, p.2251-2256, 1970.

SWAIN, T. Allelopathy as a means of biology control of water weeds. **Aquatic Botany**, v.3, p.193-197, 1977.

TOMASZEWSKI, M.; THIMANN, K.V. Interaction of phenolic acids, metallic ions and chelatin agents on auxin-induced growth. **Plant Physiology**, v.41, p.1443-1454, 1966.

VAN DEN DRIESSE, R. Response of douglas fir seedling to nitrate and ammonium nitrogen sources at different levels of pH and iron supply. **Plant and Soil**, v.49, p.607-623, 1978.

VAN SUMERE, C.F.; COTTENEIS, J.; DeGREEF, J.; KINT, J. Biochemical studies in relation to the possible germination regulatory role of naturally occurring coumarin and phenolics. **Recent Advances Phytochemistry**, v.4, p.165-221, 1971.

WILLIAMSON, G.B.; WEIDENHAMER, J.D. Bacterial degradation of juglone: evidence against allelopathy. **Journal of Chemical Ecology**, v.16, p.1739-1742, 1990.

YODER, O.C.; SCHEFFER, R.P. Effects of *Helminthosporium carbonum* toxin on nitrate uptake and reduction by corn tissues. **Plant Physiology**, v.52, p.513-517, 1973.