

*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 7

Alelopatia em Agroecossistemas

Antonio Pedro da Silva Souza Filho

Por definição, agroecossistemas são sistemas manipulados. Assim sendo, a produtividade dos campos agrícolas, aí incluídas as áreas de pastagens, de cultivos temporários como aqueles que envolvem os cultivos de arroz, feijão, milho e outros, e permanentes, bem como os ambientes agroflorestais, é rotineiramente influenciado pela alelopatia. Em tais condições, a fonte dos aleloquímicos pode ser tanto as plantas cultivadas como os microorganismos envolvidos nos processos de decomposição ou as plantas invasoras. Alternadamente, qualquer um desses componentes poderia ser a espécie afetada ou aquela promotora dos efeitos deletérios.

O conhecimento das principais interações entre plantas cultivadas e plantas daninhas poderá ser de grande utilidade prática para se estabelecer um controle eficiente de plantas daninhas (Altieri & Doll, 1978). A alelopatia também é vista como um dos mecanismos pelos quais as plantas daninhas interferem no crescimento das plantas, influenciando, decisivamente, na produtividade das espécies cultivadas.

Na Fig. 1 ilustram-se, hipoteticamente, as prováveis interrelações alelopáticas que ocorrem em agroecossistemas. Como se pode verificar, a complexidade é muito grande não só pela quantidade de fatores envolvidos (plantas, animais, organismos, etc.) como, também, porque as substâncias químicas

presentes no meio podem não vir diretamente de um simples organismo ou planta, mas sim, surgirem como resultado dos processos de transformação que ocorrem no solo, conforme mencionam Hale & Orcutt (1987). As diferentes vias de interferências indicam que o mecanismo da alelopatia não está restrito tão somente a um dado momento. Dependendo de determinadas condições ambientais e das especificações das substâncias químicas envolvidas nas interferências alelopáticas, os efeitos podem se estender às culturas posteriores, e nesse caso, tanto os efeitos alelopáticos como os autotóxicos merecem especial atenção.

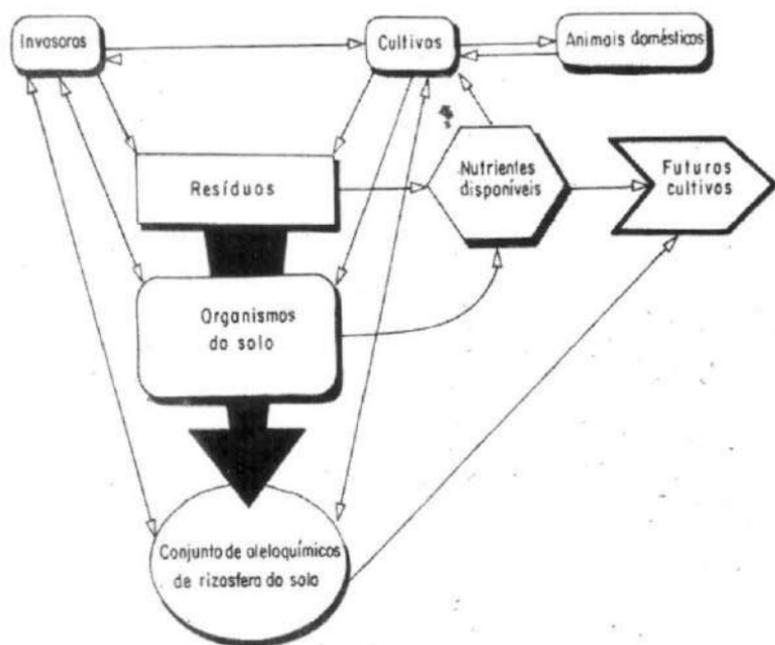


Fig. 1. Esquema hipotético de prováveis interrelações alelopáticas em áreas de cultivos.

Fonte: Waller (1989).

Obviamente que alelopatia tem participação direta nos problemas de interferências que ocorrem entre culturas e invasoras, culturas e culturas, toxicidez dos resíduos das culturas e invasoras e/ou exsudado das culturas e invasoras no crescimento de outras espécies. Problemas de autotoxicidez em replantios de pomares e regeneração de florestas estão também relacionados à alelopatia. Atualmente, sabe-se que as interações alelopáticas, negativas ou positivas, podem ser exploradas no manejo dos recursos bióticos em agroecossistemas. As estratégias básicas para explorar esse fenômeno poderiam envolver práticas tanto no sentido de minimizar como maximizar os efeitos alelopáticos negativos. No primeiro viés, práticas de rotação de cultura, seleção de cultivares com baixa atividade alelopática, ou o planejamento de configurações de plantio poderiam ser adotados. Paralelamente, um efetivo e prático sistema de controle daquelas invasoras onde atividade alelopática já tenha sido comprovada, em especial para a espécies que estejam sendo cultivadas, é fator determinante com vistas à amenizar os efeitos alelopáticos.

No sentido de maximizar os efeitos da alelopatia, especialmente no que concerne à diminuição dos efeitos competitivos das plantas invasoras e do ataque dos inimigos naturais como os insetos e fungos, a estratégia poderia ser direcionada para a seleção de espécies de plantas com propriedades biológicas para esses fins, ou seja, capacidade de produção de substâncias químicas com atividade alelopática que possibilitasse a redução da competitividade das plantas invasoras e/ou dos inimigos naturais como os insetos e os fungos. Naturalmente, que para os agroecossistemas em que mais de uma espécie cultivada está envolvida, como é o caso das pastagens cultivadas consorciadas, ou mesmo os consórcios envolvendo duas ou mais culturas, a estratégia envolveria cuidados especiais no sentido de utilização de espécies que embora fossem extremamente alelopáticas para as plantas invasoras, essa atividade fosse insignificante ou inexistente entre as espécies de interesse agrônomo.

Alelopatia em Áreas de Pastagens Cultivadas

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

À luz do atual conhecimento, entretanto, tem sido postulado que uma planta pode, direta ou indiretamente, interferir no desempenho de outras plantas em sua vizinhança, através da produção e liberação de compostos químicos, denominados de alelopáticos. Nas últimas três décadas, tem sido publicado um conjunto de trabalhos mostrando que a alelopatia é um fator que pode estar envolvido nos insucessos verificados nas tentativas de se estabelecer pastagens consorciadas de gramíneas e leguminosas forrageiras. Além do que, a alelopatia pode ser um dos mecanismos pelos quais as plantas produzem alterações na dinâmica populacional das plantas. Esse aspecto parece ser de grande importância para os casos de infestação das pastagens por plantas daninhas.

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

Entretanto, as sementes de muitas plantas forrageiras podem conter substâncias fitotóxicas, as quais inibem a germinação de outras sementes em suas imediações. Quando as sementes de espécies forrageiras, que são comumente semeadas juntas, contêm substâncias inibidoras, a germinação e o estabelecimento de uma ou mais espécies na mistura, poderão ser afetados, comprometendo o desempenho do pasto. Muller (1986) comenta que, quando a germinação de sementes de plantas forrageiras ocorre em condições onde haja contato com substâncias alelopáticas, como os monoterpenos, o resultado será a redução acentuada do crescimento das raízes, afetando, por conseguinte, a capacidade competitiva e produtiva da planta, o que favorece a dominância, no pasto, das espécies indesejáveis, repercutindo, negativamente, na longevidade da pastagem e nos custos de manutenção da mesma.

Atividades Alelopáticas em Gramíneas Forrageiras

Tendo em vista que a alelopatia é uma ciência relativamente nova, as informações disponíveis mostrando os efeitos potencialmente alelopáticos em gramíneas forrageiras são bastante limitados. Basicamente, as informações disponíveis demonstram apenas atividades potencialmente alelopáticas, havendo poucas informações comprovando, efetivamente, atividades alelopáticas. Na Tabela 1 são listadas algumas gramíneas forrageiras onde já foram identificadas potencialidades alelopáticas.

Grande parte dos dados disponíveis na literatura trata de análises de extratos aquosos de diferentes partes das plantas sobre a germinação e o alongamento da radícula de plantas receptoras. A exemplo desses resultados, Cope (1982) preparou extratos aquosos de sementes de oito espécies de plantas

forrageiras, e observou que a germinação das sementes e o desenvolvimento das plântulas de uma mesma espécie não foi inibida pelo extrato de sua própria semente. Também não houve fitotoxicidade em nenhuma gramínea pelo extrato de qualquer outra gramínea. Nesse mesmo sentido, Souza Filho (1995) não verificou reduções significativas na porcentagem de germinação de sementes de qualquer gramínea quando submetida ao extrato de sementes da própria gramínea. Ao que tudo indica, os inibitórios presentes nas sementes afetam apenas a germinação das sementes adjacentes de outras espécies. Tais substâncias não induzem à auto-inibição, mas funcionam meramente como agentes alelopáticos, uma vez liberados para o meio ambiente (Friedman & Waller, 1983).

Tabela 1. Espécies de gramíneas forrageiras com atividades alelopáticas.

Espécies		Fontes
<i>Brachiaria brizantha</i>	cv. Marandu	Carvalho (1993)
<i>Brachiaria decumbens</i>		Almeida (1993)
<i>Brachiaria humidicola</i>		Almeida (1993)
<i>Lolium perene</i> Azavém	Azevém anual	Snell & Quigley (1993)
<i>Critesion purillum</i>	Cevadinha	Smith & Martin (1994)
<i>Festuca arundinacea</i>		Luu et al. (1982)
<i>Cenchrus ciliare</i>		Lovett (1986)
<i>Holcus lanatus</i>		Wardle et al. (1992)
<i>Avena sativa</i>	Aveia	Medeiros et al. (1990)
<i>Hemarthria altissima</i>	cv. Bigalta	Young & Bartolomew (1981)

Chou & Young (1975) analisaram 12 espécies de gramíneas subtropicais quanto à presença de fitotoxinas: *Acroceras macrum*, *Andropogum nodosus*, *Brachiaria mutica*, *Chloris gayana*, *Costadertia sellona*, *Cynodon dactylon*, *Digitaria decumbens*, *Eragrostis curvula*, *Panicum maximum*, *Paspalum plicatulum*, *Setaria sphacelata* e *Tripsacum laxum*. Extratos aquosos das folhas de todas as espécies inibiram a germinação de sementes e o crescimento de radícula de alface. Os extratos de *A. macrum*, *C. gayana*, *D. decumbens* e *P. maximum* não foram inibitórios e *C. sellona* foi a espécie onde foi observada menor atividade biológica. Seis ácidos fenólicos foram identificados, e estavam diferentemente distribuídos nas gramíneas. A maioria das substâncias foi também encontrada no solo coletado sob as várias espécies, no campo, e o solo controle, sem gramínea, ou outras gramíneas tinham menores concentrações da fitotoxina do que o solo com as gramíneas. Para esses autores as fitotoxinas no solo sob as plantas-teste, provavelmente se originaram das gramíneas, devido à lixiviação durante a chuva, exsudação pelas raízes, decomposição dos resíduos das gramíneas, ou por todos esses processos. Em subsequente estudos, Chou (1977) relatou que numerosas fitotoxinas permaneceram na fração aquosa dos extratos de 12 gramíneas, porém nenhuma foi identificada.

Um dos poucos trabalhos em que foram identificadas as substâncias alelopáticas envolvidas com os efeitos promovidos por gramíneas forrageiras são apresentados na Tabela 2. Por cromatografia de papel, foram identificados seis fitotoxinas fenólicas, ao mesmo tempo em que, por HPLC, foram determinadas, para cada espécie de gramínea estudada, as quantidades de cada uma. *Digitaria decumbens* apresentou maiores concentrações de ácido ferúlico, ácido p-cumárico, ácido p-hidroxifenilacético e a quantidade total de fitotoxina. *P. repens* apresentou maiores quantidades do ácido 2,4-dihidroxibenzóico e ácido vanílico. A *Brachiaria mutica* foi, dentre as três espécies estudadas, a que apresentou as menores concentrações das fitotoxinas identificadas. Independentemente da espécie, o ácido p-hidroxifenilacético foi o que apresentou maiores concentrações nas três espécies de plantas.

Tabela 2. Comparação quantitativa de fitoxinas em gramíneas.

Substância identificada	Concentração (10^{-7} /g de amostra)		
	<i>D. decumbens</i>	<i>P. repens</i>	<i>B. mutica</i>
Ácido ferúlico	1,00	0,86	0,53
Ácido p-cumárico	2,50	1,00	0,30
Ácido 2,4-dihidroxibenzóico	0,25	0,50	0,25
Ácido vanílico	1,00	1,30	0,67
Ácido p-hidroxibenzóico	0,50	0,50	0,50
Ácido p-hidroxifenilacético	2,50	2,50	0,75
Total	7,75	6,66	3,00

Fonte: Chou (1989).

No trabalho desenvolvido por Souza Filho & Alves (1999), com a gramínea *Brachiaria brizantha* cv. Marandu, foram encontradas várias classes de substâncias com propriedades alelopáticas. Paralelamente, a análise fitoquímica de material vegetativo, seco em estufa, de diferentes espécies de forrageiras, é apresentado na Tabela 3. Os dados mostram certa similaridade entre as classes de compostos químicos entre as espécies *B. humidicola* e *B. brizantha*. Porém, isso não é indicativo de que as substâncias químicas pertencentes a essas classes de aleloquímicos sejam as mesmas. Em comparação ao *Panicum maximum* cv. Tobiata, observa-se uma diferença em relação às duas espécies *Brachiaria*, especialmente com relação ao alcalóides que estão presentes no *P. maximum* cv. Tobiata e não estão nas duas espécies de *Brachiaria*, ao mesmo tempo em que os derivados da benzoquinona são observados nas duas *Brachiaria* e não no *P. maximum* cv. Tobiata.

Tabela 3. Principais classes de substâncias químicas relacionadas à alelopátia presentes em gramíneas forrageiras.

Classes de aleloquímicos	Espécies de gramíneas forrageiras		
	<i>B. humidicola</i>	<i>B. brizantha</i>	<i>P. maximum</i>
Ácidos orgânicos	N	N	N
Açúcares redutores	P	P	P
Alcalóides	N	N	P
Antraquinonas	N	N	N
Azulenos	P	P	N
Carotenóides	P	P	P
Catequinas	N	N	N
Depsídeos e depsidonas	N	N	M
Derivados da benzoquinona	P	P	N
Derivados da cumarina	N	N	N
Esteróides e triterpenóides	P	P	P
Flavonóides	N	N	N
Glicosídeos cardíacos	N	N	N
Lactonas	N	N	N
Polissacarídeos	N	N	N
Proteínas e aminoácidos	P	P	P
Purinas	N	N	N
Saponinas espumídica	P	P	N
Taninos	P	P	P

M = mesclado; N = ausente; P = presente

Fonte: Souza Filho & Alves (dados não publicados).

Atividades Alelopáticas em Leguminosas Forrageiras

À semelhança das informações disponíveis para as gramíneas, pouco tem sido abordado em termos de alelopátia em leguminosas forrageiras. Os resultados dos estudos já realizados mostram potencialidades para várias espécies. Na Tabela 4 são apresentados alguns exemplos de leguminosas forrageiras onde potencialidades alelopáticas já foram documentadas.

Tabela 4. Espécies de leguminosas forrageiras com potencial alelopático.

Espécies	Fontes
<i>Leucaena leucocephala</i>	Kuo et al. (1982)
<i>Stylosanthes guianensis</i> cv. Mineirão	Souza Filho (1995)
<i>Medicago sativa</i>	Miller (1983)
<i>Pueraria phaseoloides</i>	Souza Filho & Alves (1998)
<i>Calopogonium mucunoides</i>	Souza Filho (2001a)
<i>Canavalia ensiformis</i> Feijão-de-porco	Magalhães & Franco (1962)

Em plantações envolvendo a leguminosa forrageira *Leucaena leucocephala*, existe uma ausência de plantas que crescem sob elas que não as próprias leucenas. Isso é devido, primariamente, às fitotoxinas, incluindo oito ácidos fenólicos, flavonóides e à mimosina, que são liberadas pelas folhas e liter. Esses compostos podem inibir o crescimento de muitas invasoras e espécies florestas, tais como *Acacia confusa*, *Ageratum conyzoides*, *Liquidambar formosana*, *Casuarina glauca*, *Mimosa pudica*, e *Alnus formosana* (Chou & Kuo, 1986). A despeito dos efeitos alelopáticos da mimosina, poucas informações do modelo de ação são conhecidos. Rizvi et al. (1999) mencionam que a mimosina inibe um grande número de parâmetros fisiológicos e bioquímicos em espécies como *Vigna mungo* e *Phaseolus aurens*, como o vigor das plântulas, eficiência na mobilização de alimentos, solubilidade do amido e atividade da amilase. Prasad & Subhashini (1994) também confirmaram que o efeito inibitório da mimosina na germinação e no crescimento das plântulas é mediado através dos efeitos sobre a nitrato redutase, catalase, IAA-oxidase, peroxidase e sua isoenzima.

Mucuna spp. é uma importante leguminosa tropical utilizada em muitos estados do México, onde os fazendeiros usam essa leguminosa para controle de plantas invasoras e como adubo verde. Resultados de bioensaios “in vitro” mostraram que extratos aquosos de mucuna têm efeito seletivo sobre o crescimento de fungos patogênicos, promovendo inibição da ordem de 55% no desenvolvimento do fungo *Helminthosporium sativum* (Anaya et al. 1992). Trabalhos desenvolvidos por Fujii et al. (1991) mostraram que o principal aleloquímico encontrado em *Mucuna pruriens* é o L-3,4-dihidroxi-fenilalanina (L-DOPA).

Analisando os efeitos de extrato aquoso da parte aérea da leguminosa forrageira *Calopogonium mucunoides* (calopogônio) sobre a germinação de sementes e o índice de velocidade de germinação de quatro plantas forrageiras, Souza Filho (2001a) observou que a variação na intensidade da atividade potencialmente alelopática, em função do número de sementes/m². A tendência observada foi de redução nos efeitos com o aumento da densidade de semeadura, sendo essa redução dependente do tamanho das sementes. Para espécies como a malva (com maior peso, 1,73 g) e mata-pasto (peso de 1,42 g) a redução nos efeitos foi extremamente mais expressivo do que em espécies de sementes menores como malícia (a que apresentou menor peso, 0,41 g) e fedegosa (peso de 0,67 g; média de 10 pesagen de 100 sementes cada). Considerando que o volume de extrato utilizado para cada placa de Petri foi o mesmo, as reduções nos efeitos alelopáticos com o aumento da densidade podem ser atribuídos à partição das substâncias químicas com atividade alelopática entre as sementes. Com o aumento da densidade, há menor disponibilidade das substâncias para as sementes, diminuindo, conseqüentemente, a quantidade total de substâncias absorvidas por sementes, baixando o nível requerido para promover as inibições. Esse aspecto é mais relevante para sementes grandes do que para sementes pequenas (Tabela 5).

Tabela 5. Variações nos efeitos de extratos aquosos da parte aérea do calopogônio na germinação de sementes de plantas invasoras de pastagens cultivadas. Dados expressos em porcentual de germinação.

Parâmetro analisado	Espécie receptora	Densidade de sementes/m ²				
		500	1.000	2.000	3.000	4.000
Germinação	Mata-pasto	53,0	65,0	83,0	95,0	96,0
	Malícia	0,0	16,0	23,0	59,0	73,0
	Fedegoso	37,0	54,0	69,0	85,0	96,0
	Malva	75,0	89,0	94,0	95,0	97,0
IVG	Mata-pasto	13,11	17,27	25,43	31,01	38,90
	Malícia	0,0	7,90	8,13	17,24	28,38
	Fedegoso	6,50	9,70	16,30	31,57	53,93
	Malva	37,10	43,33	45,41	46,60	47,10

IVG = Índice de velocidade de germinação.

Fonte: Souza Filho (2001a).

Estudos desenvolvidos por Souza Filho et al. (1997) mostraram reduções expressivas sobre a germinação de sementes e o alongamento da radícula de três importantes plantas invasoras de pastagens cultivadas da Região Amazônica, promovidas por três espécies de leguminosas forrageiras. A intensidade dos efeitos variou em função da especificidade entre espécies receptora e doadora. Comparativamente, as reduções promovidas sobre o alongamento da radícula foi mais intenso do que aqueles verificados sobre a germinação das sementes. O assa-peixe foi, dentre as espécies receptoras, a que evidenciou menor sensibilidade aos efeitos dos extratos aquosos (Tabela 6).

Tabela 6. Efeitos dos extratos aquosos da parter aérea de leguminosas forrageiras sobre plantas invasoras de pastagens. Dados expressos em proporção da testemunha (água).

Bioensaios	Espécie receptora	Espécie doadora		
		Leucena	Mineirão	Calopogônio
Germinação	Desmódio	0,64	0,87	0,55
	Guanxuma	0,86	0,63	0,56
	Assa-peixe	0,74	0,97	0,67
Along. Radícula	Desmódio	0,70	0,40	0,34
	Guanxuma	0,63	0,60	0,38
	Assa-peixe	0,73	0,70	0,63

Fonte: Souza Filho et al. (1997).

Em algumas regiões da Amazônia, o feijão-de-porco (*Canavalia ensiformis*) tem sido largamente utilizado em cobertura morta, em diferentes tipos de cultivos. Essa prática tem por principal objetivo a diminuição no número de capinas, face à redução que ela propicia no grau de infestação dos cultivos, por plantas daninhas. Embora esses efeitos possam ser atribuídos a aspectos relacionados a competição, redução da incidência da luz solar, por exemplo, há grandes possibilidades de que tais observações estejam associadas à alelopatia, via liberação de substâncias químicas para o solo, pelas mais diferentes formas, conforme já abordado anteriormente. Com relação a esse aspecto, Magalhães & Franco (1962) observaram que plantas de tiritica, quando submetidas ao tratamento com extrato de nódulos de raízes dessa leguminosa, evidenciaram inibição do brotamento dos tubérculos e folhas cloróticas. Anaya (1999), analisando outro

aspecto do feijão-de-porco, encontrou que quando adicionado ao solo, reduz em mais de 50% o índice de incidência de nematóides de raízes de tomateiros.

Trabalho desenvolvido com o feijão-de-porco, onde estudaram-se as variações na atividade potencialmente alelopática inibitória da germinação e do alongamento da radícula de diferentes plantas invasoras, que ocorrem com frequência nas áreas de pastagens cultivadas da Região Amazônica, em função da parte da planta analisada e da concentração do extrato, mostraram que independentemente da planta receptora e do parâmetro analisado, as sementes foram a principal fonte de substâncias alelopáticas solúveis na solução hidroalcoólica, vindo em seguida as raízes e a parte aérea. A concentração do extrato esteve positivamente associada à intensidade das inibições (Tabela 7).

Análise fitoquímica realizada nas leguminosas forrageiras *Pueraria phaseoloides* e *Stylosanthes guianensis* cv. Mineirão (Tabela 8) mostram as principais classes de aleloquímicos que podem estar relacionadas às atividades alelopáticas observadas nessas espécies. Basicamente, as classes de aleloquímicos são as mesmas nas duas espécies, havendo diferença apenas quanto aos Azulenos que foram identificados no *S. guianensis* cv. Mineirão e não foram na *P. phaseoloides*.

As reduções efetivadas por plantas de pastagens (gramíneas e leguminosas forrageiras) sobre a germinação e o desenvolvimento das plântulas de espécies de invasoras de pastagens assumem aspecto importante sob o ponto de vista ecológico, isso porque com a diminuição na germinação das sementes há uma redução no número de plantas indesejáveis na área, reduzindo, conseqüentemente, o poder de competição dessas plantas por fatores essenciais às espécies de pastagens como luz, água e nutrientes. Além disso, com a redução no desenvolvimento do sistema radicular, as plantas invasoras têm a sua capacidade

agressiva reduzida, diminuindo, também, a capacidade para competir com as gramíneas e leguminosas. Em consequência desses dois aspectos, haverá maior possibilidade de se estabelecer estandes mais densos de plantas forrageiras em áreas de pastagens cultivadas, com reflexos favoráveis na produtividade e longevidade dessas.

Tabela 7. Efeitos de extratos hidroalcoólicos de feijão-de-porco na germinação e alongamento da radícula de plantas invasoras de pastagens. Dados expressos em porcentual de inibição em relação ao tratamento considerado testemunha (água destilada).

Parâmetro Analisado	Espécie receptora	Parte planta doadora	Concentração do extrato (%)		
			1	2	4
Germinação	Malícia	Parte aérea	7,0	68,0	89,0
		Sementes	61,0	78,0	90,0
		Raízes	23,0	77,0	90,0
	Malva	Parte aérea	5,0	46,0	89,0
		Sementes	39,0	69,0	91,0
		Raízes	20,0	68,0	90,0
Alongamento da raiz	Malícia	Parte aérea	38,0	62,0	77,0
		Semente	48,0	56,0	67,0
		Raízes	62,0	88,0	91,0
	Malva	Parte aérea	54,0	86,0	93,0
		Sementes	78,0	87,0	93,0
		Raízes	64,0	85,0	92,0

Fonte: Souza Filho (2001b).

Tabela 8. Principais classes de aleloquímicos identificados em leguminosas forrageiras.

Classes de fitoquímicos	Espécies de leguminosas forrageiras	
	<i>Pueraria phaseoloides</i>	<i>Stylosanthes guianensis</i>
Ácidos orgânicos	N	N
Açúcares redutores	P	P
Alcalóides	P	P
Antraquinonas	N	N
Azulenos	P	N
Carotenóides	P	P
Catequinas	N	N
Depsídeos e depsídonas	M	M
Derivados da benzoquinona	N	N
Derivados da cumarina	N	N
Esteróides e triterpenóides	P	P
Flavonóides	N	N
Glicosídeos cardíacos	N	N
Lactonas	N	N
Polissacarídeos	N	N
Proteínas e aminoácidos	P	P
Purinas	N	N
Saponina espumídica	P	P
Taninos	P	P

M= Mascarado; N= negativo; P=positivo.

Fonte: Souza Filho & Alves (dados não publicados).

Atividades Alelopáticas em Plantas Invasoras de Pastagens

Comparativamente, há mais informações a respeito de atividades alelopáticas em plantas invasoras do que em gramíneas e leguminosas forrageiras. Na Tabela 9 são apresentadas algumas plantas invasoras com atividades alelopáticas. Existe ainda um considerável estoque de informações onde atividades potencialmente alelopáticas são atribuídas às plantas invasoras.

Tabela 9. Espécies de plantas invasoras de pastagens com potencial alelopático.

Espécie	Fontes
<i>Carduus nutans</i>	Wardle et al. (1991)
<i>Anthemis cotula</i>	Smith (1987)
<i>Eupatorium capillifolium</i>	Smith (1990)
<i>Helenium amarum</i>	Smith (1989b)
<i>Agropiron repens</i>	Weston & Putnam (1985)
<i>Imperata cylindrica</i>	Sajise & Lales (1975)
<i>Eragrostis plana</i>	Coelho (1986)
<i>Desmodium adscendens</i>	Souza Filho & Alves (2000)
<i>Sida rhombifolia</i>	Souza Filho & Alves (2000)
<i>Euphorbia prostrata</i>	Alssaadwi et al. (1990)
<i>Vernonia polyanthes</i>	Souza Filho & Alves (2000)
<i>Amaranthus palmeri</i>	Menges (1988)
<i>Lantana camara</i>	Sahid & Sugav (1993)
<i>Chromolaena odorata</i>	Sahid & Sugav (1993)
<i>Pluchea lanceolata</i>	Inderjit & Dakshini (1996)
<i>Lotus tnenis</i>	Laterra & Bazzalo (1999)
<i>Lotus tnenuis</i> Waldst et Kit	Laterra & Bazzalo (1999)
<i>Artemisis vulgaris</i>	Inderjit & Foy (1999)
<i>Lantana camara</i>	Achhireddy & Singh (1984)

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

Estudos desenvolvidos por Li et al. (1992) envolvendo o uso da rizosfera da planta invasora *Sasa cernua*, mostraram significativos efeitos inibitórios sobre a germinação de sementes e o crescimento de diferentes espécies de plantas, entre elas a alface e a gramínea de curral. Os ácidos p-cumárico, ferúlio, vanílico e p-hidroxibenzóico e p-hydroxibenzaldeído foram identificados como os principais aleloquímicos envolvidos nos efeitos efetivados pela invasora *S. cernua*.

Coelho (1986) cultivou azevém, trevo-branco e cornichão em dois tipos de solos: um, onde o capim-annoni-2, planta invasora de áreas de pastagens cultivadas do Rio Grande do Sul, vinha vegetando por dez anos consecutivos e o outro, onde essas invasoras não vegetaram. Os resultados obtidos são apresentados na Tabela 10. O capim-annoni-2 não afetou a germinação e o peso seco das raízes e parte aérea do cornichão. Entretanto, promoveu reduções na germinação das sementes e no peso seco da parte aérea do trevo-branco e peso de raízes e parte aérea do azevém.

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

Tabela 10. Efeitos fitotóxicos do capim-annoni-2 sobre plantas forrageiras.

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

¹Dados expressos em porcentual.

²Dados expressos em g/vaso.

Médias com a mesma letra, na mesma coluna, dentro de cada parâmetro, não diferem entre si, pelo teste de Duncan (5%).

Fonte: Coelho (1986).

Estudos desenvolvidos com a invasora de pastagens *Senecio jacobaeae*, envolvendo a utilização de extratos preparados da parte aérea da planta colhida em duas fases de desenvolvimento: vegetativo e floração, mostraram que não houve diferença na atividade alelopática entre as duas fases do desenvolvimento da planta. Entretanto, extratos aquosos e tecidos em decomposição demonstraram fortes efeitos alelopáticos, particularmente para planta em fase de floração. Das espécies receptoras (uma gramínea e quatro leguminosas forrageiras), a gramínea (*Lolium perene*) foi a menos susceptível aos efeitos da planta invasora (Ahmed & Wardle, 1994).

Souza Filho & Alves (1999- dados não publicados) identificaram as principais classes de substâncias químicas com atividades alelopáticas presentes na parte aérea e raízes (rizomas) da invasora de pastagens cultivadas na Região Amazônica *Imperata*

brasiliensis, capim-sapê (Tabela 11). Poucas diferenças são observadas quanto à presença de classes de aleloquímicos nas duas partes do capim-sapê analisadas. Na parte aérea das plantas são encontrados taninos e flavonóides que não estão nas raízes (rizomas) da planta invasora, enquanto nas raízes são observados os derivados da benzoquinona que não estão na parte aérea da invasora.

Tabela 11. Principais classes de aleloquímicos presentes na planta invasora *Imperata brasiliensis* (capim-sapê).

Classes de aleloquímicos	Partes da planta	
	Parte aérea	Raízes (rizoma)
Ácidos orgânicos	N	N
Açúcares redutores	P	P
Alcalóides	N	N
Antraquininas	N	N
Azulenos	N	N
Carotenóides	P	N
Catequinas	N	N
Depsídeos e depsidonas	M	N
Derivados da benzoquinona	N	P
Derivados da cumarina	N	N
Esteróides e triterpenóides	P	P
Flavonóides	P	N
Glicosídeos cardíacos	N	N
Lactonas	N	N
Polissacarídios	N	N
Proteínas e aminoácidos	P	P
Purinas	N	N
Saponinas espumídica	N	N
Taninos	P	N

M = mascarado; N = negativo; P = presente

Fonte: Souza Filho & Alves (dados não publicados).

Metabólitos Secundários das Plantas e a Nutrição de Ruminantes

Quando se trata do fenômeno alelopatia em plantas forrageiras, além dos aspectos ambientais e ecológicos, ambos extremamente relevantes, é de suma importância considerar os impactos das substâncias químicas com atividade alelopática, não só na alimentação dos animais como, também, na saúde dos mesmos, especialmente no tocante a fatores tóxicos. Embora a lignina seja o principal fator limitante da digestibilidade do alimento, outros componentes da planta, envolvidos em sua proteção, podem limitar o valor nutritivo. Esses componentes representam larga variação de classes de substâncias químicas que podem exercer diferentes efeitos. Algumas substâncias que possuem atividade de defesa das plantas agem como inibitórios, tanto pela interferência no metabolismo como pela inibição das bactérias do rúmen.

Um bom exemplo a ser considerado, nesse aspecto, diz respeito à leguminosa forrageira *Leucaena leucocephala*, uma das mais importantes leguminosas para as regiões tropicais do mundo. Originária da península de Yucatan no México, tem sido estudada exaustivamente em países como a Colômbia, a Austrália e o Brasil, havendo um acervo considerável de conhecimento disponível sobre essa leguminosa no tocante às suas características como alimento.

Conquanto possua alto valor nutritivo, em face do seu elevado teor protéico e de cálcio, o uso da leucena na alimentação de ruminantes merece cuidados especiais em função do alto teor de mimosina – aminoácido não protéico e que tem sido relacionado à atividade alelopática de leucena. Segundo Tergas et al. (1989), a mimosina constitui de 3% a 5% da proteína da leucena. Durante a fermentação da leucena no rúmen, a

mimosina é transformada em dihidroxipiridina (Fig. 2) que, uma vez absorvida, interfere no metabolismo da tireóide, levando ao hipotireoidismo e bócio (Gomide & Queiroz, 1993). A mimosina interfere ainda na ação celulolítica da flora ruminal e no consumo de matéria seca (NAS, 1977). Após ingestão prolongada de leucena, como dieta exclusiva, aparecem os sintomas de toxicidez (NAS, 1977), que são minimizados a medida em que, à dieta dos animais, deixe de ser fornecido a leucena.

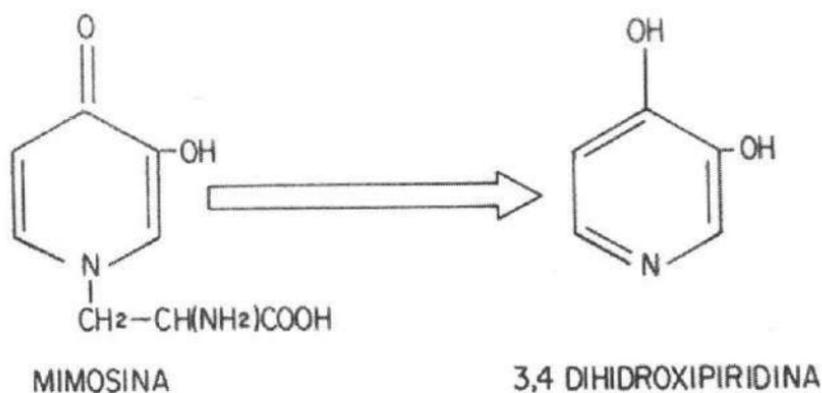


Fig. 2. Processo de transformação da mimosina em ruminantes.

Alcalóides

Os alcalóides se constituem em outra importante classe de substâncias químicas com atividades alelopáticas a serem consideradas em nutrição animal. Eles ocorrem largamente em plantas superiores e inferiores, bem como em bactérias e fungos (Willaman & Li, 1970). Alcalóides indólicos ocorrem em gramínea canário vermelho, cevada, *Hosdeum* spp. e *Arundo donax*

L. (Fahey Jr., 1994). Os alcalóides incluem uma ampla classe de compostos com nitrogênio, que podem exibir atividades farmacológicas como também inibição da digestão. O único fator comum entre seus membros é a presença, em sua molécula, do nitrogênio. Nem todos os alcalóides são tóxicos. A betanina, um pigmento vermelho da beterraba é uma substância fenilpropanóide nitrogenada que fornece, principalmente, cor às flores. Outros, como a cafeína e a teobromina, que ocorrem em café e chá, são geralmente não-tóxicos, embora exerçam atividades farmacológicas (Van Soest, 1994).

A principal consequência dos alcalóides indólicos é a redução da palatabilidade das plantas forrageiras (Marten et al. 1976), refletindo diretamente na redução do consumo pelos animais. Os alcalóides estão associados a um número de toxicoses em bovinos, como é o caso da hipertermia, necrose na gordura, redução no ganho de peso e redução na produção de leite (Schmidt & Osborn, 1993; Thompson & Stuedemann, 1993). A presença de alcalóides tóxicos em gramíneas cultivadas inclui substâncias indolalquilamina em gramínea canário vermelho, a perolina em *Festuca arundinacea* e a substância tipo ergostina, que causa doença na pata do gado.

Têm sido reportado problemas associados a animais pastejando plantas do gênero *Lupinus*. Esses problemas estão correlacionados aos alcalóides produzidos por *Lupinus* spp., tais como derivados da quinolizidina de estrutura com anel bi – tri e tetracíclico (Fahey Jr., 1994). Tais alcalóides ocorrem em outros gêneros e famílias, porém, em *Lupinus*, ocorrem em concentrações acima de 30 g/kg. As principais espécies forrageiras que produzem esses alcalóides são *L. albus* (L.), *L. angustifolius* (L.), e *L. luteus* (L.) e os alcalóides são: lupinina bicíclico, cistinina tricíclico, e substâncias lupinina tetracíclico e esparteína (Keeler, 1989). Aslanov et al. (1987), por sua, vez listaram mais de 100 alcalóides quinolizídicos.

Nos Estados Unidos, animais pastejando *Festuca arundinacea* Schreb. frequentemente exibem sintomas de toxicidez. Paralelamente, foi estabelecido que gramíneas infestadas com fungos endofíticos são responsáveis pelos sistemas de toxicidez observados (Stuedemann & Hoveland, 1988). Pelo menos cinco classes de alcalóides anti-herbívoros, alguns intrínsecos e outros extrínsecos, são conhecidos como sendo produzidos pelas associações *F. arundinacea* e fungos endofíticos. Dentre os alcalóides envolvidos nos efeitos observados, os diazafenantreno são conhecidos por serem intrínsecos, enquanto a pirrolizidina foi isolada apenas do complexo hospedeiro-endofítico (Fahey Jr., 1994).

Fenóis

Muitas substâncias fenólicas em plantas forrageiras afetam a qualidade e a aceitabilidade da forragem, exercendo uma variedade de atividades antimetabólicas no animal (Ceeke, 1989). A lignina é composta por fenóis de baixo peso molecular e fenóis altamente condensados. A lignina é o componente da forragem mais negativamente correlacionado com a digestibilidade. Altas concentrações de estrógenos nas plantas como cumestranas, isoflavonas e isoflavins estão associadas com reduções na taxa de concepção em animais domésticos (Fahey Jr., 1994). Geralmente, os efeitos são temporários, entretanto, esterilidade permanente pode ocorrer em ovelhas quando expostas a altas concentrações de plantas estrogênicas por sucessivas estações de pastejo (Adams, 1985). Plantas estrogênicas ocorrem em diferentes espécies. Farnsworth et al. (1975) listaram um conjunto de 145 espécies de plantas que provavelmente são estrogênicas e 200 que contêm isoflavonóides. O *Trifolium subterraneum* L. e a alfafa são dois bons exemplos de plantas forrageiras com atividades estrogênicas.

Isoflavonas e cumarinas

Muitas isoflavonas são substâncias metabolicamente ativas, frequentemente com atividade hormonal (Setchell & Adlercreutz, 1988). As cumarinas são membros dessa série, as quais estão largamente distribuídas nas leguminosas, sendo bem comuns aos trevos (Cansunar et al. 1990). O veneno do feno da forragem doce é devido ao dicumarol, um produto da fermentação da cumarina. A ação hemorrágica do dicumarol e seus derivados é devido à atividade anti-vitamina K; outros efeitos da cumarina é a toxicidez em animais (Wong, 1973). Os compostos isoflavonóides são encontrados principalmente em Fabaceae, e as isoflavonas fitoestrógenas mais conhecidas são: Genisteína, Biochaina A, Daidzeína e Formononetina. Esses compostos são mais importantes no gênero *Trifolium*, especialmente nas espécies *T. repens*, *T. pratense* e *T. subterraneum*. A atividade dessas plantas estrógenas pode ser comparada ao dietilstilbestrol, porém em face do fato de que eles podem ocorrer em concentrações altas na forragem, propicia alta ingestão, e problemas de saúde nos animais são observados (Fahey Jr., 1994).

Muitas isoflavonas têm baixo, porém, variável nível de atividade estrogênica, suficiente para promover problemas em animais que pastejem leguminosas forrageiras. Essas substâncias podem afetar a fertilidade de carneiros machos e causar ainda esterilidade em fêmeas (Van Soest, 1994). A atividade estrogênica é, para alguns graus, o resultado do metabolismo das Isoflavonas no rúmen, desde que os produtos resultantes da fermentação possam ser mais ativo do que as substâncias pais (Van Soest, 1994). Nilsson et al. (1967) mencionam que os casos envolvendo problemas reprodutivos observados em carneiros pastejando trevo, pode estar relacionado a esses fatores. As substâncias estrogênicas em feno de leguminosas podem ser responsáveis pelo uso mais eficiente do alimento por bovinos de corte e vacas em lactação.

Taninos

Os taninos são geralmente classificados em dois grupos, os condensados e os hidrolizados. Os taninos condensados, também referidos como proantocianidinas, são flavan-3-ol poliméricos, na qual as ligações entre as unidades flavânicas estão normalmente entre os anéis "B" e "A" (C₄ a C₈), com peso molecular variando de 500 a 3.000. Os taninos hidrolizáveis são derivados do ácido gálico e polióis, normalmente a glucose. Esses taninos podem ser hidrolizados por ácidos ou bases.

O principal efeito observado dos polifenóis simples na dieta tem sido a redução na ingestão do alimento (Fahey Jr., 1994). O mecanismo, em si, da redução não é bem entendido e pode ser tanto reflexo da influência sobre a digestão dos nutrientes como desordens no metabolismo. Os mecanismos poderiam incluir reduções na palatabilidade pela ligação à proteína ou receptores do paladar e redução da digestibilidade pela ligação a enzimas digestoras (proteína) ou ao substrato protéico (Mole, 1989).

Existem várias possíveis explicações para os efeitos adversos observados dos taninos na nutrição dos ruminantes, como também alguns efeitos benéficos. Os mais expressivos entre os efeitos benéficos é a prevenção do inchaço e a proteção das proteínas contra a rápida digestão no rúmen (Fahey Jr., 1994). Price & Butler (1980) sugerem os seguintes efeitos adversos dos taninos: 1) depressão da ingestão do alimento; 2) ligação com a proteína da dieta; 3) complexação com enzimas digestivas; 4) ligação com proteínas endógenas; 5) interação com o trato digestivo; e 6) efeitos tóxicos diretos.

Trabalhos desenvolvidos por Barry & Duncan (1984) e Barry & Manley (1984) indicam que altas concentrações de taninos condensados em *Lotus pedunculatus* reduzem a ingestão de energia metabolizável, tanto pela redução da ingestão voluntária

como pela digestão da matéria orgânica. Entretanto, os taninos condensados podem ter efeitos benéficos, como aquele associado à formação de ligações com proteínas e, dessa maneira, aumentando a disponibilidade de aminoácidos para absorção pós-ruminal (Fahey Jr., 1994). Excesso de taninos “livres” daqueles ligados à proteína, provavelmente, são responsáveis pelo decréscimo da ingestão e digestão do carboidrato no rúmen (Barry & Manley, 1986).

Van Soest (1994) menciona que os taninos podem estar ligados à proteína da saliva, produzindo, desse modo, sabor adstringente familiar. Os taninos podem, também, ser efetivos inibitórios enzimáticos. Sua diversidade pode significar que alguns taninos reagem especificamente com certas proteínas e não com outras, e isso leva ao questionamento de que se eles são geralmente precipitantes e inativadores ou inibidores específicos de enzimas.

A extração dos taninos solúveis pode aumentar a digestibilidade da parede celular. Em contrapartida, a adição de extratos de taninos a uma forragem padrão, em cultura de rúmen “in vitro” reduz a digestibilidade da parede celular e da proteína (Van Hoven & Furstenburg, 1992).

O destino que os taninos tomam após o processo de digestão pode variar, dependendo do tipo do tanino. Muitos taninos formam complexos com a proteína na saliva. Os taninos hidrolizáveis, hidrólise no ácido gástrico além do rumen, liberando proteína, aminoácidos e pequenas unidades de substâncias fenólicas, que provavelmente passam para a urina (Martin, 1982). Os efeitos dos taninos condensados sobre a digestão das proteínas, normalmente são mais negativos do que aqueles dos taninos hidrolizáveis. Van Suster (1994) mostra que a secagem de alimentos promove a combinação dos taninos com as proteínas da planta antes de ingestão, enquanto a ingestão de alimentos frescos com taninos, pode ter um efeito menor.

Um outro possível efeito dos taninos é o aumento do fluxo salivar em animais alimentados com forragens com taninos. A síntese microbiana de proteína fornece quantidade adequada de uréia na saliva, levando ao mecanismo de desintoxicação e que fornece proteína extra para os animais. Um número de estudos indica aumento na proteína microbiana após o fornecimento de níveis moderados de alimentos com taninos (Beever & Siddons, 1986). Paradoxalmente, o balanço do nitrogênio aumenta em animais que são alimentados com taninos (Terrill et al. 1989), embora a digestibilidade do carboidrato possa ser reduzida. Esse efeito é mais marcante em material congelado do que em forragem seca.

Em termos de pastagens nos trópicos, o exemplo mais evidente dos efeitos do taninos no consumo das plantas é a leguminosa *Desmodium ovalifolium*. Os dados disponíveis na literatura a respeito dessa leguminosa forrageira mostram, quando comparada com outras leguminosas, baixo consumo pelos animais, sendo esse efeito atribuído, principalmente, ao seu alto teor de tanino.

Glicosídeos

Glucosinatos, glicosídeos cardíacos, glicosídeos cianogênicos, glicosídeos calcinogênicos, glicosídeos carcinogênicos e alguns glicosídeos específicos são produzidos por diferentes plantas, sendo os glicosídeos cianogênicos os mais frequentemente encontrados em plantas forrageiras, os quais estão presentes em mais de 3.000 espécies de plantas superiores, distribuídas em mais de 110 famílias (Fahey Jr., 1994). Algumas plantas forrageiras, como é o caso do *Sorghum* spp., do trevo branco, do *Lotus* sp. e *Vicia* sp. contêm glicosídeos cianogênicos. Quando o tecido das plantas é mecanicamente destruído, como

pela mastigação dos animais, ocorre a quebra do glicosídeo cianogênico, liberando o HCN e um aldeído ou cetona (Poulton, 1990). O HCN é rapidamente absorvido pelo trato digestivo dos ruminantes, promovendo inibições da citocromo oxidase na respiração da cadeia de transporte de elétrons (Tewe & Iyayi, 1989).

Terpenóides e óleos essenciais

A classe dos terpenóides incluem os terpenóides voláteis, saponinas e esteróides. Os óleos essenciais constituem um grupo diferente de substâncias orgânicas nas plantas, que têm propriedades comuns de volatilidade e solubilidade em solventes orgânicos (Van Soest, 1994). Ésteres, éter, fenóis e membros da família do ácido cinâmico relacionado à lignina são óleos essenciais. Os terpenos e óleos essenciais são compostos de baixo peso molecular. Os fenóis e, provavelmente, alguns terpenóides, exibem atividade antimicrobiana, assumindo, assim, papel relevante na atividade de digestão no rúmen. Algumas plantas com alto teor de óleos, por exemplo a *Artemisia*, são conhecidas por possuírem princípios anticelulolítica. Porém, os ruminantes podem adaptar-se a essa condição e detoxificar esses compostos. Outro exemplo de adaptação verificado em animais que consomem *Artemisia* é a excreção dos produtos detoxificados na urina. Os terpenóides voláteis, em coníferas, são provavelmente repartidos da mesma maneira (Oh et al. 1968).

As saponinas podem ser tóxicas para herbívoros não ruminantes e são apresentadas como agente causador do inchaço em ruminantes. Segundo Oleszek (1988), as saponinas estão largamente distribuídas nas leguminosas, e podem causar a formação de espumas estáveis; elas promovem ainda a hemólise nas células vermelhas do sangue. Outro efeito diz respeito à

inibição do crescimento em muitos organismos, incluindo os fungos celulolíticos *Trichoderma viride*. Entretanto, Van Soest (1994) indica que não se sabe se as saponinas inibem as bactérias do rúmen.

Alelopatia em Cultivos de Cereais

O entendimento das relações entre plantas invasoras e os cultivos que elas infestam se reveste, cada vez, da maior importância para o sucesso do empreendimento. Nesse contexto, o fator alelopatia passa a assumir papel relevante como estratégia de manejo, possibilitando não só reduzir os efeitos promovidos pelas plantas indesejáveis como possibilitando a seleção de espécies com características alelopáticas marcantes. Roder et al. (1995) mostraram que *Agerantum conyzoides*, uma importante planta invasora que ocorre em agroecossistemas nas regiões tropicais e subtropicais, afeta, sobremaneira, a produtividade de diferentes culturas. Análise posterior realizada das folhas frescas dessa espécie por Kong et al. (1999), indicou a presença de óleos voláteis com atividade alelopática, sendo os principais componentes responsáveis pela atividade alelopática: preceno-I; preceno-II; 3,3-dimetil-5-tert-butilindol-2-ona; β -cariofileno; γ -bisaboleno e acetato de fenchil.

O milho é uma espécie que contém um grupo de metabólito secundário conhecido como benzoxazolinonas. Essa substância tem sido apresentada como agente de proteção na defesa dessa gramínea contra insetos. Recentemente, foi isolada de plântulas de milho uma nova benzoxazolinona que foi identificada como 5-cloro-6-metioxi-2-benzoxazolinona (CI-MBOA). Bioensaios desenvolvidos com essa substância mostraram grande poder de inibição do desenvolvimento de raízes e brotos de *Avena sativa*, *Phleum pratense*, *Difilaria sanguinalis*, *Lolium*

multiflorum, *Amaranthus caudatus*, *Lepidium sativum* e *Lactuca sativa*. O aumento da concentração do CI-MBOA correspondeu a aumentos na inibição (Kato-Noguchi et al. 1998).

Estudos envolvendo a análise do exsudado radicular de quatro tipos de cereais (trigo, aveia e duas cultivares de cevada) sobre a germinação de sementes e o desenvolvimento radicular e da parte aérea da invasora *Brasica kaber* (DC) L.C. mostraram que não houve efeitos negativos na germinação de *B. kaber*, porém todas as concentrações do exsudado inibiram o desenvolvimento da radícula e do hipocótilo da invasora. O aumento da concentração correspondeu a decréscimos no desenvolvimento. A análise dos exsudados de todos os cereais continham ácidos benzóico, caféico, ferúlico, 0-cumárico e vanílico, e, também, escopoletina. O ácido para-hidroxibenzóico foi encontrado no exsudado de trigo, aveia e nas duas cultivares de cevada. O ácido gentísico foi encontrado apenas na aveia e cevada. Os ácidos vanílico e 0-cumárico, juntamente com escopoletina, foram os responsáveis pelos efeitos alelopáticos das cultivares de cevada, trigo e aveia (Baghestati et al. 1999).

Macias et al. (1999) isolaram e elucidaram estruturalmente 13 substâncias produzidas nas folhas da cultivar de girasol Peredovick. Dois novos sesquiterpenos lactonas halivipolide D e helivipolide E, e o bisnorsesquiterpeno anuionona D, os quais foram relatados pela primeira vez como produto natural, foram identificados.

Alelopatia em Espécies Florestais

A tarefa de investigar interações mediadas quimicamente pode ser um desafio maior e, talvez mais interessante nas florestas tropicais. Nessas, a densidade e abundância de metabólitos secundários de plantas aparenta ser maior que em

florestas temperadas (Coley & Aide, 1991). O atual nível de entendimento da defesa química nas plantas, particularmente naquelas do trópico, está em sua juventude. Entretanto, em função de sua excepcional alta diversidade biológica, o estudo da química ecológica das florestas tropicais poderá ser extremamente produtiva. Primeiro, a grande diversidade de metabólitos secundários fornece uma riqueza de estruturas para estudos. Segundo, a ocorrência de muitas espécies estreitamente correlacionadas permite conduzir estudos comparativos para examinar como as diferenças em nichos ecológicos podem ser relacionadas com a bioquímica. Alguns autores têm demonstrado a ocorrência do fenômeno alelopatia em áreas florestais, ressaltando a importância que ela pode exercer sob o aspecto ecológico e de manejo das espécies florestais (Mallik, 1992).

A utilização de espécies arbóreas em associação com cultivos agrícolas tem merecido cada vez mais atenção por parte da comunidade científica, especialmente em regiões tropicais; onde predominam os solos ácidos e de baixa fertilidade natural. O principal argumento da utilização dos sistemas agroflorestais está no fato de que se trata de um sistema de exploração mais equilibrado sob o ponto de vista ambiental e da sustentabilidade do que aqueles sistemas tradicionalmente em uso, nos quais a monocultura predomina. Desde que em sistemas agroflorestais as árvores são cultivadas em associação com culturas ou forrageiras ou mesmo fruteiras, existe uma boa chance de que aleloquímicos produzidos pelas árvores afetem o desenvolvimento da planta em cultivo, ou ao contrário, a planta em cultivo afete a espécie arbórea, comprometendo, em qualquer uma das situações, o equilíbrio do sistema. Desta maneira, parece essencial que a compatibilidade entre as espécies que compõem os sistemas agroflorestais, em termos de alelopatia, seja desejável. Entretanto, a inclusão de espécies arbóreas pode ser benéfica para as culturas

em associação, principalmente porque pode desempenhar papel relevante no controle de espécies de plantas invasoras. Rizvi et al. (1999) listaram mais de 80 espécies florestais com atividade alelopática, com destaque para aquelas pertencentes aos gêneros *Acacia*, *Eucalyptus*, *Ficus*, *Gliricidia*, *Terminalia* e *Prunus*. Adicionalmente, na Tabela 12 são apresentadas algumas espécies florestais em que atividades alelopáticas já foram identificadas.

Tabela 12. Alguns exemplos de espécies florestais com potencialidades alelopáticas.

Espécie	Fonte
<i>Cunninghamia lanceolata</i>	Chou (1992)
<i>Eucalyptus</i> sp.	Paulino et al. (1987)
<i>Oinus taeda</i>	Smith (1989 ^a)
<i>Eucalyptus tereticornis</i>	Puri & Khara (1991)
<i>Pinus densiflora</i>	Kil & Yang-Jai (1993)
<i>Acacia melanoxylon</i>	Gonzáles et al. (1995)
<i>Quercus robus</i>	Gonzáles et al. (1995)
<i>Eucalyptus macrorrhyncha</i>	Bansal et al. (1992)
<i>Eucalyptus youmanii</i>	Bansal et al. (1992)
<i>Cunninghamia lanceolata</i>	Zhang (1993)
<i>Eucalyptus citriodora</i>	Nashimura et al. (1984)
<i>Acacia melanoxylon</i>	González et al. (1995)
<i>Cabralea cangerana</i>	Borges et al. (1993)
<i>Lecythis pisonis</i>	Borges et al. (1993)
<i>Mimosa bimucronata</i>	Jacobi & Ferreira (1991)
<i>Vouacapoua americana</i>	Souza Filho & Alves (1999)

Bansal et al. (1992) mencionam que muitas espécies de *Eucalyptus* têm potencial alelopático e, assim, elas afetam a estrutura e a distribuição de comunidades de plantas em sistemas agrossilviculturais. Evidências da atividade alelopática em *Eucalyptus grandis*, através da inibição do crescimento e da nodulação de leguminosas foram apresentadas por Moura et al. (1996). Ainda com relação aos eucaliptos, Lovett (1986) mostra que fenóis solúveis em água, terpenóides voláteis e outros inibidores do crescimento são encontrados nas folhas do eucalipto. Del Moral & Muller (1969) relatam a produção, pelas folhas de eucalipto, de compostos fenólicos tais como os ácidos elágico, clorogênico, p-cumarilquinico, gentísico e gálico, como também terpenóides voláteis como α -pinino, β -pineno, α -felandreno e cineol. No trabalho de Puri & Khara (1991), os efeitos observados foram atribuídos a substâncias solúveis em água presentes nos extratos, porém desconhecidas.

Lisanework & Michelsen (1993) analisaram os efeitos potencialmente alelopáticos das espécies *Cupressus lusitanica*, *Eucalyptus globulus*, *E. camaldulensis* e *E. saligna* na germinação e no crescimento da radícula das plântulas de *Cicer arietinum* (Chickpea), *Zea mays* (milho), *Pisum sativum* (ervilha) e *Eragrostis tef* (teff). Os extratos aquosos da folha de todas as espécies reduziram significativamente a germinação e o crescimento da radícula da maioria das culturas, principalmente nas concentrações de 1,0% e 2,5%. O aumento do peso seco das raízes e da parte aérea foi significativamente reduzida após dez semanas de tratamento, com os extratos da folha. Em ordem crescente, as maiores atividades alelopáticas foram apresentadas por *C. lusitanica*, *E. globulus*, *E. saligna* e *E. camaldulensis*.

Análise fitoquímica comparativa entre plantas de acácia (*Acacia melanoxylo*) e de carvalho (*Quercus robur*) mostram diferenças quantitativas e qualitativas entre essas plantas (Tabela 13). Independentemente da parte das plantas analisadas, casca ou folhas, há supremacia da acácia sobre as plantas de carvalho.

Tabela 13. Compostos fenólicos presentes em folhas e cascas de plantas de acácia e carvalho.

Compostos fenólicos	Carvalho	Acácia
Casca		
Ácido gálico	+	-
Luteolina	-	++
Apigenina	-	++
Vanilina	+	+
Ácido elágico	+++++	+
Elagitaninas	+++++	+
Folhas		
Apigenina	-	+++++
Elagitaninas	++	-
4-Hidroxibenzaldehide	+	-
4-Hidroxi-3-metoxibenzil alcool	-	+++++
Ácido ferúlico	-	+
Quercetin 3-glicosideo	-	+++
Ácido 3,4-Dihidroxibenzoico	+	-
Ácido vanílico	+	++
Quercitrina	+++	-
Quercetina	+++	-
Ácido elágico	+++++	-
Vanilina	-	+
Luteolina	-	+++++
Kaempferol	+++	-

Fonte: Gonzáles et al. (1995).

Há muito se sabe que o *Pinus densiflora* contém substâncias inibidoras da germinação e do crescimento de outras espécies que se desenvolvem sob essa espécie, e que a concentração dessas está contida em ordem decrescente nas folhas frescas e caídas, raízes e solo onde a espécie esteja sendo cultivada. Kil & Yang-Jai (1993) analisaram a produção de substâncias alelopáticas envolvidas nos efeitos observados sobre a germinação e o desenvolvimento de outras plantas, e encontraram o ácido benzóico e onze ácidos fenólicos – salicílico; cinâmico; p-hidroxibenzóico; gentístico; protocatecuico; sirigico; p-cumárico; gálico; ferúlico; caféico e vanílico – sendo o ácido benzóico considerado por ser o fator chave da atividade alelopática na espécie *P. densiflora*.

Suresh & Vinaya (1987) compararam as atividades alelopáticas entre três espécies arbóreas: *Eucalyptus tereticornis*, *Casuarina equisetifolia* e *Leucaena leucocephala* sobre a germinação de sementes e o desenvolvimento de plantas de sorgo, caupi e girassol (Tabela 14). Os resultados indicaram que o eucalipto apresentou efeitos inibitórios sobre os parâmetros analisados superiores ao das demais espécies. Basicamente, *C. equisetifol* e *L. leucocephala* não diferiram entre si com relação à capacidade de reduzir a germinação e o desenvolvimento da raiz e dos brotos de sorgo, caupi e girassol.

Em sistemas agroflorestais, gliricidia (*Gliricidia sepium*), uma espécie florestal, é freqüentemente adicionada como cobertura ou então como adubo verde, visando aumentar a produção das culturas. Nos últimos anos, tem havido aumento no interesse da incorporação dessa espécie nos sistemas agroflorestais. Entretanto, em testes de laboratório, o crescimento de plantas de milho foi significativamente afetado pela adição de extratos dessa espécie. Em condições de campo, clorose em plantas de milho e de caupi ocorrem quando é adicionado gliricidia em coberura – sendo o número de folhas afetadas positivamente com o aumento da taxa de coberura (Tian & Kang, 1994). A classe de substâncias fitotóxicas envolvidas nos efeitos promovidos pela gliricidia é, principalmente, os ácidos fenólicos (Glass, 1976). Essas substâncias fenólicas são liberadas com a decomposição dos resíduos da planta, resultando na diminuição da fitotoxicidade.

Tabela 14. Efeitos de diferentes espécies arbóreas sobre a germinação e o crescimento de cultivos.

Espécie	Germinação (%)	Comprimento broto (cm)	Comprimento raiz (cm)	DMP (mg/planta)
Eucalipto	75,2	12,7	7,2	842
Casuarina	80,0	14,7	7,9	1089
Leucena	80,0	13,9	8,1	1106
Testemunha	90,0	16,9	8,4	1585
Sed	2,5	5,1	0,09	45
CD (5%)	5,0	ns	0,19	89

Em estudos desenvolvidos com a *Gliricidia sepium* por Ramamoorthy & Paliwal (1993), foram identificadas 15 substâncias fitotóxicas: ácido gálico; ácido protocatecuico; ácido p-hidroxibenzóico; ácido gentísia; ácido β - resorciúlia; ácido vanílico; ácido síringico; ácido p-cumárico; ácido m-cumárico; ácido o-cumárico; ácido ferúlico; ácido sinapínico (nas formas cis e trans), cumarina; e miricetina. Desse total, 13 são ácidos fenólicos e apenas um miricetina e um flavanol. Das 15 substâncias identificadas, os ácidos p-cumárico, m-cumárico e o-cumárico corresponderam, respectivamente, a 18,55%, 14,91% e 20,09% do total.

Jobidon (1986) analisou os efeitos fitotóxicos dos extratos frescos de folhas e liter das espécies arbóreas *Abies balsamea*, *Picea mariana*, *Pinus resinosa*, *Pinus divaricata* e *Thuja occidentalis* sobre a germinação de sementes e o crescimento de quatro espécies de plantas invasoras: *Phleum pratense*; *Poa pratensis*; *Agropyron repens* e *Epilobium angustifolium*. Os resultados mostraram que todas as espécies de invasoras tiveram a germinação inibida pelos extratos, e quanto maior a concentração maior a inibição. Das espécies doadoras *Abies balsamea* e *Pinus resinosa* foram as que apresentaram maior potencial para inibir a germinação. Das plantas receptoras *Phleum pratense* foi a menos afetada pelos tratamentos.

Referências Bibliográficas

- ACHHIREDDY, N.R.; SINGH, M. Allelopathic effects of lantana (*Lantana camara*) on milkweedvine (*Morrea odorata*). **Weed Science**, v.32, p.757-761, 1984.
- ADAMS, N.R. Phytoestrogens. In: CHEEKE, P.R. (Ed.). **Toxicants of plant origin**. Boca Raton: CRS Press, 1985. p.23-51.
- AHMED, M.; WARDLE, D.A. Allelopathic potential of vegetative and flowering ragwort (*Senecio jacobaea* L.) plants against associated pasture species. **Plant and Soil**, v.164, p.61-68, 1994.
- ALMEIDA, A.R.P. **Efeitos alelopáticos de espécies de *Brachiaria* Griseb sobre algumas leguminosas frrageiras tropicais**. Piracicaba: USP, 1993. 73p. Tese de Mestrado.
- ALSSAADAIN, I.S.; SAKERI, F.A.K.; AL-DULAIMY, S.M. Allelopathic inhibition of *Cynodon dactylon* (L.) Pers and other plant species by *Euphorbia prostrata* L. **Journal Chemical Ecology**, v.16, n.9, p.1747-1754, 1990.
- ALTIERE, M.A.; DOLL, J.D. The potential of allelopahty as a tool for weed management in crop fields. **Pans**, v.24, n.4, p.495-502, 1978.
- ANAYA, A.L. Allelopathy as a tool in the management of biotic resource in agroecosystems. **Critical Reviews in Plant Science**, v.18, n.6, p.697-738, 1999.
- ANAYA, A.L.; CRUZ, O.R.; RODRÍGUEZ, V.N. Impact of allelopathy in the traditional management of agroecosystems in Mexico. In: RIZVI, S.J.H.; RIZIV, V. (Ed.). **Allelopathy: basic and applied aspects**. London: Chapman & Hall, 1992. p.271-301.
- ASLANOV, K.A.; KUSHMURADON, Y.K.; SADYKOV, A.S. Dupin alkaloids. In: BROSSI, A. (Ed.). **The alkaloids – chemistry and pharmacology**. San Diego: Academic Press, 1987. p.117-192.

BAGHESTANIA, A.; LEMIEUX, C.; LEROUX, G.D.; BAZIRAMA KENGA, R.; SIMARD, R.R. Determination of allelochemicals in spring cereal cultivars of different competitiveness. **Weed Science**, v.47, p.498-504, 1999.

BANSAL, G.L.; NAYYAR, H.; BEDI, Y.S. Allelopathic effect of *Eucalyptus macrorrhyncha* and *E.youmanii* on seedling growth of wheat (*Triticum aestivum*) and radish (*Raphanus sativus*). **Indian Journal of Agricultural Science**, v.62, n.11, p.771-772, 1992.

BARRY, T.N.; DUNCAN, S.J. The role of condensed tannins in the nutritional value of *Lotus pendunculatus* for sheep. 1. Voluntary intake. **British Journal Nutrition**, v. 51, p.485-491, 1984.

BARRY, T.N.; MANLEY, T.R. Interrelationships between concentrations of total condensed tannin, free condensed tannin and lignin in *Lotus* sp. and their possible consequence in ruminant nutrition. **Journal Science of Food Agriculture**, v.37, p.248-254, 1986.

BARRY, T.N.; MANLEY, T.R. The role of condensed tannins in the nutritional value of *Lotus pendunculatus* for sheep. 2. Quantitative digestion of carbohydrates and proteins. **British Journal Nutrition**, v.51, p.493-504, 1984.

BEEVER, D.E.; SIDDON, R.C. Digestion and metabolism in the grazing ruminant. In: MILLIGAN, L.P.; GROVUM, W.L.; DOBSON, A. (Ed.). **Control of digestion and metabolism of ruminants**. Englewood: Prentice Hall, 1986. p.479-497.

BORGES, E.E.L.; LOPES, E.S.; SILVA, G.F. Avaliação de substâncias alelopáticas em vegetação de uma floresta secundária. 1-árvores. **Revista Árvore**, v.17, n.1, p.69-84, 1993.

CANSUNAR, E.; RICHARDSON, A.J.; WALLACE, G.; STEWART, C.S. Effect of coumarin on glucose uptake by anaerobic rumen fungi in the presence and absence of *Methanobrevibacter smithii*. **Microbiology Letters**, v.70, p.157-160, 1990.

CARVALHO, S.J.C. **Caracterização dos efeitos alelopáticos de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu no estabelecimento das plantas de *Stylosanthes guianensis* var. vulgaris e cv. Bandeirante.** Viçosa: UFV. 72p. 1993. Tese de Mestrado.

CEEKE, P.R. **Toxicants of plant origin.** Boca Raton: CRS Press, 1989. 458p.

CHOU, C.H. Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan. IV. Comparative phytotoxic nature of leachate from four subtropical grasses. **Journal of Chemical Ecology**, v.15, n.7, p.2149-2159, 1989.

CHOU, C.H. Allelopathy un relation to agricultural productivity in Taiwan: problem and propects. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. (Ed.). **Allelopathy.** New York: Chapman & Hall, 1992. p.179-203.

CHOU, C.H. Phytotoxic substances in twelve subtropical grasses. I. Aditonal evidences of phytotoxicity in the aqueous fractions of grass extracts. **Botanical Bulletin Academic Sinica**, v.8, p.131-141, 1977.

CHOU, C.H.; KUO, Y.L. Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan. III. Allelopathic exclusion of understory by *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. **Journal of Chemical Ecology**, v.13, n.6, p.1431-1448, 1986.

CHOU, C.H.; YOUNG, C.C. Phytotoxic substances in twelve subtropical grasses. **Journal of Chemical Ecology**, v.1, p.183-, 1975.

COELHO, R.W. Substâncias fitotóxicas presentes no capim-annoni-2. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.21, n.3, p.255-263, 1986.

COLEY, P.D.; AIDE, T.M. A comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: PRICE, P.W.; LEWINSOHN, T.M.; FERNANDES, G.W.; BENSON, W.W. (Ed.). **Evolutionary ecology, in tropical and temperate region.** New York: J. Wiley, 1991. p.25-49.

COPE, W.A. Inhibition of germination and seedling growth of eight forage species by leachates from seeds. **Crop Science**, v.22, p.1109-1111, 1982.

DEL MORAL, R.; MULLER, C.H. Fog drip: a mechanism of toxin transport from *Eucalyptus globuena*. **Bulletin Torrey of Botanical Club**, v.96, p.467-457, 1969.

FAHEY JR., G.C. **Forage quality, evaluation and utilization**. Madison: University of Nebraska, 1994. 997p.

FARNSWORTH, N.P.; BINGEL, A.S.; CORDELL, G.A.; CRANE, F.A.; FONG, H.N.S. Potential value of plants as sources of new anti-fertility agents. **Journal of Pharmacology Science**, v.64, p.717-754, 1975.

FRIEDMAN, J.; WALLER, G.R. Seeds as allelopathic agents. **Journal of Chemical Ecology**, v.9, p.1107-1117, 1983.

FUJII, Y.; SHIBUYA, T.; YASUDA, T. L-3,4-Dihydroxyphenilalanine as a allelochemical candidate from *Mucuna pruriens* (L.)Dc var. Utilis. **Agriculture Biological Chemistry**, v.55, p.617-618, 1991.

GLASS, A.D.M. The allelopathic potential of phenolic acids associated with the rhizosphere of *Pteridium aquilinum*. **Canadian Journal of Botany**, v.54, p.2440-2444, 1976.

GOMIDE, J.A.; QUEIROZ, D.S. Valor nutritivo de leguminosas arbóreas e arbustivas. In: SIMPÓSIO SOBRE USOS MÚLTIPLOS DE LEGUMINOSAS ARBUSTIVAS E ARBÓREAS. 1., 1993. Nova Odessa, SP. **Anais...** Nova Odessa: Instituto de Zootecnia, 1993. p.31-62.

GONZÁLES, L.; SOUTO, X.C.; REIGOSA, M.J. Allelopathic effects of *Acacia melanoxylon* R. Br. Phyllodes during their decomposition. **Forest Ecology and Management**, v.77, n.1-3, p.53-63, 1995.

- HALE, M.G.; ORCUTT, D.M. **The physiology of plants under stress**. New York: J. Wiley, 1987. 206p.
- INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. Allelopathic potential of *Pluchea lanceolata*: comparative studies of cultivated field. **Weed Science**, v.44, n.2, p.393-396, 1996.
- INDERJIT; FOY, C. Nature of the interference mechanism of mugwort (*Artemisia vulgaris*). **Weed Technology**, v.13, p.176-182, 1999.
- JACOBI, U.S.; FERREIRA, ^aG. Efeitos alelopáticos de *Mimosa bimicronata* (DC) OK. Sobre espécies cultivadas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.26, n.7, p.935-943, 1991.
- JOBIDOM, R.. Allelopathic potential of Coniferous species to old-field weeds in Eastern Quebec. **Forest Science**, v.32, n.1, p.112-118, 1986.
- KATO-NOGUCHI, H.; HOSEMURA, S.; YAMAMURA, S. Allelopathic potential of 5-chloro-6-methoxy-2-benzoxazodinone. **Phytochemistry**, v.48, n.3, p.433-435, 1998.
- KEELER, R. Quinolizidine alkaloids in range grain lupins. In: CHEEKE, P.R. (ed.). **Toxicants of plant origin**. Boca Raton: CRS Press, 1989. p.133-167.
- KILL, B.S.; YANG-JAI, Y. Allelopathic effects of *Pinus densiflora* on undergrowth of red pine forest. **Journal of Chemical Ecology**, v.9, n.8, p.1135-1151, 1993.
- KONG, C.; HU, F.; XU, T.; LU, P. Allelopathic potential and chemical constituents of volatile from *Ageratum conyzoides*. **Journal of Chemical Ecology**, v.25, n.10, p.2347-2356, 1999.
- KUO, Y.L.; CHOU, C.H.; HU, T.W. Allelopathy potential of *Leucaena leucecephala*. **Leucaena Research Report**, v.3, p.65-70, 1982.

LATERRA, P.; BAZZALO, M.E. Seed-to-seed allelopathic effects between two invaders of burned pampa grassland. **Weed Research**, v.39, p.197-308, 1999.

LI, H.H.; NISHIMURA, H.; HASEGAWA, K.; MIZUTANI, J. Allelopathy of *Sasa cernua*. **Journal of Chemical Ecology**, v.18, n.10, p.1785-1796, 1992.

LISANERWORK, N.; MICHELSEN, A. Allelopathy in agroforestry systems: the effects of leaf extracts of *Cupressus lusitanica* and *Eucalyptus* spp. On four ethiopian crops. **Agroforestry Systems**, v.21, n.1, p.63-74, 1993.

LOVETT, J.V. Allelopathy: the Australian experience. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.S. (Ed.). **The science of allelopathy**. New York: John Wiley & Sons, 1986. p.75-99.

LUU, K.T.; MATCHES, A.G.; PETERS, E.J. Allelopathic effects on tall fescue on birdsfoot trefoil as influence by fertilization and seasonal changes. **Agronomy Journal**, v.74, n.5, p.805-808, 1982.

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. (Eds.). **Recent advances in allelopathy: a science for the future**. Cadiz: International Allelopathy Society, 1999. V.1, Cap.12, p.121-148.

MAGALHÃES, A.C.; FRANCO, C.M. Toxicidade de feijão-deporco sobre tiritica. **Bragantia**, v.21, n.LIII-LVII, 1962.

MALLIK, A.V. Possible role of allelopathy in growth inhibition of softwood seedling in newfoundland. In: RIZVI, S.J.H.; RIZVI, V. (Ed.). **Allelopathy: basic and applied aspects**. London: Chapman & Hall, 1992. p.321-340.

MARTEN, G.C.; FORDAN, R.M.; HOVIN, A.W. Biological significance of reed canarygrass alkaloids and associated

palatability variation to grazing sheep and cattle. **Agronomy Journal**, v.68, p.908-914, 1976.

MARTIN, M.M. The role of ingested enzymes in the digestive processes of insects. In: SYMPOSIUM BRITISH MYCOLOGICAL SOCIETY. Cambrifgs, 1982. Cambridge: Cambrigde: University Press, 1982. p.155-172.

MEDEIROS, A.R.M.; CASTRO, L.A.S.; LUCCHESI, A.A. Efeitos alelopáticos de algumas leguminosas e gramíneas sobre a flora invasora. **Amais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, v.47, n.1, p.1-10, 1990.

MENGES, R.M. Allelopathic effects of palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) on seedling growth. **Weed Science**, v.36, p.325-328, 1988.

MILLER, D.A. Allelopathic effects of alfafa. **Journal of Chemical Ecology**, v.9, n.8, p.1059-1072, 1983.

MOLE, S. Polyphenolics and the nutritional ecology of herbivores. In: CHEEKE, P.R. (Ed.). **Toxicants of plant origin**. Boca Raton: CRS Press, 1989. p.191-223.

MOURA, V.T.L.; MARQUES, M.S.; GONÇALVES, L.M.B.; SCOTTI, M.R.M.M.; VALLE, M.T.S.; LEMOS FILHO, J.P. Nodulação e crescimento de leguminosas cultivadas em solos coletados sob eucaliptal e sob mata atlântica: relação com os efeitos alelopáticos do *Eucalyptus*. **Revista Brasileira de Ciência do solo**, v.20, p.399-405, 1996.

MULLER, C.H. Allelochemical mechanisms in the inhibition of herbs by Chaparral shrubs. In: PUTNAM, A.R.; TANG, C.S. (Ed.). **The science of allelopathy**. New York: John Wiley & Sons, 1986. p.189-199.

NATIONAL ACADEMY OF SOCIETY OF SCIENCE, Washington, USA. **Leucaena promising forage and tree-crop for the tropics**. Washington, National Research Council, 1977. 115p.

- NASHIMURA, H.; NAKAMURA, T.; MIZUTANI, J. Allelopathic effects of p-menthane-3,8-diols in *Eucalyptus citriodora*. **Phytochemistry**, v.23, n.12, p.2777-2779, 1984.
- NILSSON, A.; HILL, J.L.; DAVIES, H.L. Na in vitro study of formononetin and biochanin A metabolism in rumen fluid from sheep. **Biochemical et Biophysica Acta**, v.148, p.92, 1967.
- OH, H.K.; JONES, M.B.; LONGHURST, W.M. Comparasion of rumen microbial inhibition resulting from various essential oils isolated from relatively impalatable plant spicies. **Applied Microbiology**, v.16, p.39-44, 1968.
- OLESZEK, W. Solid-phase extraction fractionation of alfafa saponins. **Journal of Science Food Agriculture**, v.44, p.43, 1988.
- PAULINO, V.T.; SANCHEZ, M.J.F.; WERNER, J.C.; GONÇALVEZ, M.A.Z. Efeitos alelopáticos do Eucaliptus no desenvolvimento de forrageiras. **Revista da Agricultura**, v.62, n.1, p.17-35, 1987.
- POULTON, J.E. Cyanogenic in plant. **Plant Physiology**, v.94, p.401-405, 1990.
- PRASAD, M.N.V.; SUBHASHINI, P. Mimosine-inhibition seed germination, seedling growth and enzymes of *Oryza sativa* L. **Journal of Chemical Ecology**, v.20, p.1689-1696, 1994.
- PRICE, M.L.; BUTLER, L.G. Tannins and nutrition. Lafayette: Purdue University, 1980. p.1-37.
- PURI, S.; KHARA, A. Allelopathic effects of *Eucalyptus tereticornis* on *Phaseolus vulgaris* seedlings. **International Tree Crops Journal**, v.6, p.287-293, 1991.
- RAMAMOORTHY, M.; PALIWAL, K. Allelopathic compounds in leaves of *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp. And its effects. **Journal of Chemical Ecology**, v.19, n.8, p.1691-1701, 1993.

RIZVI, S.J.H.; TAHIR, M.; RIZVI, V.; KOHLI, R.K.; ANSARI, A. Allelopaty interaction in agroforestry systems. **Critical Reviews Plant Science**, v.18, n.6, p.773-796, 1999.

RODER, W.; PHENCHANH, S.; KEOBOULAPHA, B. Relationships between soil, fallow-and-burn system of Laos. **Plant and Soil**, v.17, p.27-36, 1995.

SAHID, I.B.; SUGAV, J.B. Allelopathic effect of lantana (*Lantana camara*) and sian weed (*Chromolaena odorata*) on selected crops. **Weed Science**, v.41, n.2, p.303-308, 1993.

SAJISE, P.E.; LALES, J.S. Allelopathy in a mixture of congo (*Imperata cylindrica*) and *Stylosanthes guianensis*. **Journal of Biology**, v.4, p.155-164, 1975.

SCHMIDT, S.P.; OSBORN, T.G. Effects of endophyte infested tall fescue on animal performance. **Agriculture Ecosystems Environmental**, v.44, p.233-262, 1993.

SETCHELL, K.D.R.; ADLERCREUTZ, H. Mammalian lignans and phyto-oestrogens: recent studies on their formation, metabolism and biological role in health and disease. In: ROWLAND, I.R. (Ed.). **Role of the gut flora in toxicity and cancer**. New York: Academic Press, 1988. p.316-345.

SMITH, A.E. Increasing importance and control of mayweed chamomile in forage crop. **Agronomy Journal**, v.79, n.4, p.657-660, 1987.

SMITH, A.E. Interference with loblolly pine (*Pinus taeda*) seedling growth by three grass species. **Weed Technology**, v.3, n.4, p.696-698, 1989a.

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

SMITH, A.E. The potential allelopathic characteristics of bitter sneezeweed (*Helenium amarum*). **Weed Science**, v.37, p.665-669, 1989b.

SMITH, A.E.; MARTIN, D.L. Allelopathic characteristics of three coop-season grass in the forage ecosystems. **Agronomy Journal**, v.8, n.2, p.243-246, 1994.

SNELL, F.J.; QUIGLEY, P.E. Allelopathy of endophyte in perenial ryegrass residues on young subterraneum clover plants. In: INTERNARIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., Queensland. **Proceedings...**Queensland, 1993. p.343-344.

SOUZA FILHO, A.P.S. Variações na intensidade dos efeitos potencialmente alelopáticos do calopogônio em função da densidade de sementes. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., 2001a. Piracicaba, SP. **Anais...**Piracicaba: SBZ, 2001a. CD-ROM.

SOUZA FILHO, A.P.S. Atividade potencialmente alelopática em extrato hidroalcoólico de feijão-de-porco (*Canavalia ensiformis*). In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38., 2001b. Piracicaba, SP. **Anais...** Piracicaba: SBZ. 2001b. CD-ROM.

SOUZA FILHO, A.P.S. **Potencialidades alelopáticas envolvendo gramíneas e leguminosas forrageiras e plantas invasoras de pastagens**. Jaboticabal: FVAV/UNESP, 1995. 137p. Tese de Doutorado.

SOUZA FILHO, A.P.S.; ALVES, S.M. Allelopathuc potential of pasture weeds on forage legumes. **Plant Growth Regulator Society American**, v.28, n.4, p.146-156, 2000.

SOUZA FILHO, A.P.S.; ALVES, S.M. Atividade potencialmente alelopática em plantas de acapu (*Vouacapoua americana* Aublet). I – Efeitos de extratos aquosos da casca. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 36., 1999. Porto Alegre. RS. **Anais...** Porto Alegre: SBZ, 1999. CD-ROM.

- SOUZA FILHO, A.P.S.; ALVES, S.M. Efeitos potencialmente alelopáticos e autotóxicos em *Pueraria phaseoloides*. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA. 34., 1998. Botucatu, SP. **Anais...Botucatu**: SBZ, 1998. V.2, p.88-89.
- SOUZA FILHO, A.P.S.; RODRIGUES, L.R.A.; RODRIGUES, T.J.D. Efeitos do potencial alelopático de três leguminosas forrageiras sobre três invasoras de pastagens. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.32, n.2, p.165-170, 1997.
- STUEDEMANN, J.A.; HOVELAND, C.S. Fescue endophyte: history and impact on animal agriculture. **Journal of Product Agriculture**, v.1, p.39-44, 1988.
- SURESH, K.K.; VINAYA RAY, R.S. Studies on the allelopathic effects of some agroforestry tree crops. **International Tree Crops Journal**, v.4, p.109-115, 1987.
- TERGAS, L.E.; MARTINEZ, R.M.; CRUZ, A.V. Forage production and nutritive value of *Leucaena leucocephala* in southern Puerto Rico. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 16., 1989. Nice. **Proceedings... Nice**, v.2, 1989. p.937-938.
- TERRILL, T.H.; WINDHAN, W.R.; HOVELAND, C.S.; AMOS, H.E. Forage preservation method influence on tannin concentration, intake and digestibility of *Sericea lespedeza* by sheep. **Agronomy Journal**, v.81, p.435-439, 1989.
- TEWE, O.O.; IYAYI, E.A. Cyanogenic glucosides. In: CHEEK, P.R. (Ed.). **Toxicants of plant Origin**. V.2. Boca Raton: CRR Press, 1989. p.43-60.
- THOMPSON, F.N.; STUEDEMANN, J.A. Pathophysiology of fescue toxicosis. **Agriculture Ecosystems Environmental**, v.44, p.263-282, 1993.

TIAN, G.; KANG, B.T. Evaluation of phytotoxic effects of *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp prumings on maize and cowpea seedling. **Agroforestry Systems**, v.26, n.3, p.249-254, 1994.

VAN HOVEN, W.; FURSTENBURG, D. The use of purified condensed tannin as a reference in determining its influence on rumen fermentation. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.101A, p.381-385, 1992.

VAN SOEST, P.J. **Nutritional ecology of ruminant**. New York: Cornell University, 1994. 476p.

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

WARDLE, D.A.; AHMED, M.; NICHOLSON, K.S. Allelopathic influence of nodding thistle (*Carduus nutans* L.) seeds on germination and radicle growth of pasture plants. **New Zealand Journal of Agriculture Research**, v.34, n.2, p.185-191, 1991.

WARDLE, D.A.; NICHOLSON, K.S.; RAHMED, A. Influence of pasture grass and legumes swards on seedling emergence and growth of *Carduus nutans* L. and *Cirsium vulgare* L. **Weed Research**, v.32, n.2, p.119-128, 1992.

WESTON, L.A.; PUTNAM, A.R. Inhibition of growth, nodulation and nitrogen fixation of legumes by quackgrass. **Crop Science**, v.25, p.561-565, 1985.

WESTON, L.A.; PUTNAM, A.R. Inhibition of legume seedling growth residues and extracts of quackgrass (*Agropiron repens*). **Weed Science**, v.34, n.3, p.366-372, 1986.

WILLAMAN, J.J.; LI, H. Alkaloid bearing plant and their contained alkaloids. **Journal Natural Products**, v.33, p.1-126, 1970.

WONG, E. Plant phenolics. In: BUTLER, G.W.; BAILEY, R.W. **Chemistry and biochemistry of herbage**. London: Academic Press, 1973. p.265-322.

YOUNG, C.C.; BARTOLOMEW, D.P. Allelopathy in grass-legumes association. I. Effects of *Hemarthria altissima* (Poir) Stapf. And Hubb. Root residues on the growth of *Desmodium intortum* (Mill) Urb. And *Hemarthria altissima* in a tropical soil. **Crop Science**, v.21, p.770-774, 1981.

ZHANG, Q. Potential role of allelopathy in the soil and the decomposing root of chinese-fir replant woodland. **Plant and Soil**, v.151, n.2, p.205-209, 1993.