

Alelopatia

Nádja de Moura Pires e Valter Rodrigues Oliveira

1. Introdução

Nas comunidades vegetais, as plantas podem interagir de maneira positiva, negativa ou neutra. É mais comum que plantas vizinhas interajam de maneira negativa, de modo que a emergência e, ou, o crescimento de uma ou de ambas são inibidos.

Às interações que se desencadeiam entre organismos vizinhos, Muller (1969) denominou de interferência. Entretanto, por ser um termo muito amplo e englobar vários mecanismos, Szczepanski (1977) dividiu-o em:

- a) alelospolia, mais comumente chamada de competição – é a interferência causada pelos organismos, que provoca a redução de um ou mais fatores de crescimento (luz, água, nutrientes, etc.) e prejudica o desenvolvimento normal de outros organismos na comunidade;
- b) alelopatia – definida como a interferência provocada por substâncias químicas produzidas por certos organismos e que, no ambiente, afetam os outros componentes da comunidade, e
- c) alelomeadiação ou interferência indireta – são alterações provocadas por organismos no ambiente físico ou biológico, com reflexo aos seres vizinhos.

Neste capítulo será dada ênfase à alelopatia. Este termo deriva de duas palavras gregas: *alleton* (mútuo) e *pathos* (prejuízo), e foi definido por Molisch em 1937, para referir-se tanto às interações bioquímicas benéficas como às prejudiciais entre todos os tipos de plantas, incluindo microrganismos (Rice, 1984). Com o passar do tempo a alelopatia vem sendo redefinida. Putnam & Duke (1978) consideram a alelopatia como efeitos prejudiciais de plantas de uma espécie (doadora) na germinação, no crescimento ou no desenvolvimento de plantas de outras espécies (receptoras). Para Rice (1984), a alelopatia compreende a liberação, por um dado organismo, de substâncias químicas no ambiente, as quais interagem com outro organismo presente no mesmo ambiente, inibindo ou estimulando o seu crescimento e, ou, desenvolvimento. Ainda, segundo Rice (1984), a alelopatia pode ocorrer entre microrganismos, entre microrganismos e plantas,

entre plantas cultivadas, entre plantas daninhas, e entre plantas daninhas e plantas cultivadas.

De acordo com [Miller \(1996\)](#) o efeito alelopático pode ser classificado em dois tipos: autotoxicidade – é um mecanismo intraespecífico de alelopátia que ocorre quando uma espécie de planta libera determinada substância química que inibe ou retarda a germinação e o crescimento de plantas da própria espécie; heterotoxicidade – ocorre quando uma substância com efeito fitotóxico é liberada por determinada planta afetando a germinação e o crescimento de plantas de outra espécie.

Observa-se assim, que o fenômeno da alelopátia é o inverso da competição pois, enquanto a primeira implica na introdução de substâncias químicas no ambiente, a segunda refere-se na remoção do ambiente de fatores de crescimento como luz, água, gás carbônico e nutrientes ([Rice, 1984](#)). Entretanto, algumas vezes, estes dois fenômenos ocorrem simultaneamente, caracterizando-se a interferência ([Seigler, 1996](#)).

2. Natureza e Função das Substâncias Alelopáticas

Substâncias alelopáticas, fitotoxinas, aleloquímicos ou produtos secundários, são as denominações dadas aos compostos químicos liberados pelos organismos no ambiente, que afetam os outros componentes da comunidade.

Nos estudos de alelopátia em plantas, um dos principais questionamentos é se os aleloquímicos envolvidos são produtos do metabolismo celular ou se são sintetizados pela planta com função específica. Alguns autores defendem a primeira hipótese, com base no fato de que estas substâncias se encontram, em maior quantidade, nos vacúolos das células das plantas, onde seriam depositadas afim de evitar a sua própria autotoxicidade ([Muller, 1966](#); [Whittaker, 1970](#)). Entretanto, esta teoria é contestada por [Swain \(1977\)](#), segundo o qual os aleloquímicos são produzidos nas células com finalidade específica e sua síntese obedece as leis da genética. Neste caso, manipulação genética de plantas com potencialidades alelopáticas poderia ser realizada, da mesma forma como tem sido feita para produtos secundários envolvidos na proteção de plantas contra insetos e fungos.

Pesquisas têm sido conduzidas para isolar e identificar a estrutura química dos aleloquímicos, existindo também diversas tentativas em agrupá-las. [Whittaker & Feeny \(1971\)](#) enquadraram-nas em cinco grupos: ácido cinâmico, flavonóides, terpenóides, esteróides e alcalóides. Estes autores relataram que muitos compostos ocorrem na forma de glicosídeos e estas substâncias, que podem ser tóxicas, são combinadas com açúcares e tornam-se inócuas dentro da planta. Os glicosídeos estão comumente em solução nos vacúolos das células e, portanto, permanecem separados das funções protoplasmáticas. Outras substâncias ocorrem como polímeros (tanino, resina e látex) ou como cristais (oxalato de cálcio). Para [Putnam](#)

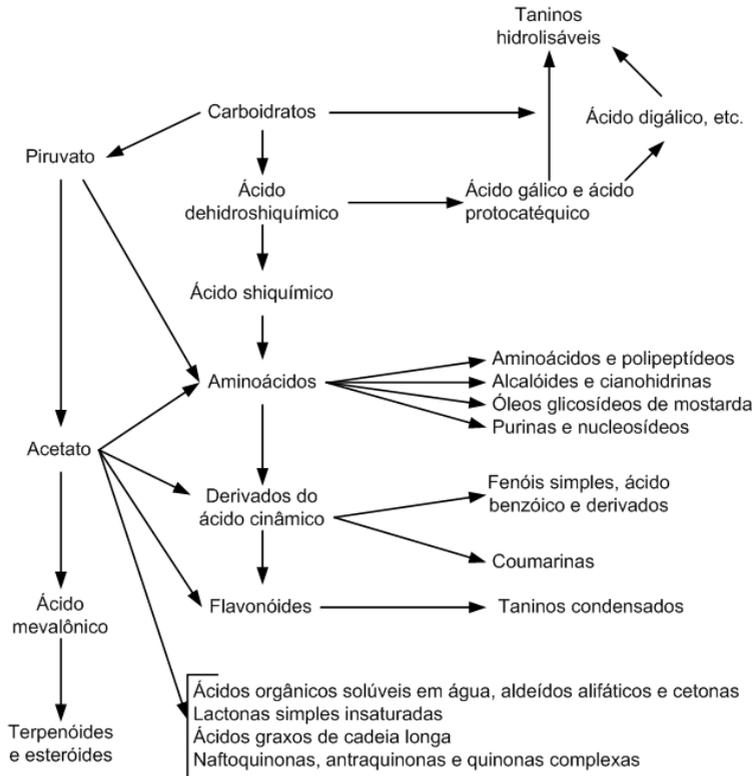


Figura 1. Produtos químicos alelopáticos e rota provável de síntese. Fonte: adaptado de [Rice \(1984\)](#).

(1988), a melhor maneira de se descrever a natureza química dos aleloquímicos é a diversidade, pois estes variam desde simples hidrocarbonetos, como o etileno, até compostos complexos, como os policíclicos, com pesos moleculares bastante elevados. Atualmente, são conhecidos cerca de 10.000 produtos secundários com ação alelopática, considerados apenas uma pequena parte da quantidade possivelmente existente na natureza ([Almeida, 1990](#)).

[Rice \(1984\)](#) propõe o agrupamento dos compostos químicos alelopáticos em 14 categorias conforme sua similaridade química, e indica as suas prováveis vias de síntese (Figura 1).

As plantas, apesar de autotróficas, são imóveis, não podendo por isto escapar do ataque dos seus inimigos. Por este motivo, a principal função

dos aleloquímicos nas plantas é a proteção ou defesa destas contra o ataque de fitopatógenos e pragas ou invasão de outras plantas (Whittaker, 1970; Lovett, 1982). Segundo Putnam & Duke (1974), a atividade biológica destes produtos depende mais da sua concentração e mobilidade do que da sua composição química, pois um composto que é tóxico para uma espécie vegetal, pode ser inócuo para outra.

3. Liberação dos Aleloquímicos no Ambiente

As substâncias alelopáticas são liberadas dos tecidos vegetais por volatilização, lixiviação, exsudação radicular e pela decomposição de resíduos vegetais (Rice, 1984). De modo geral, estas substâncias apresentam grande instabilidade, sendo rapidamente decompostas após sua liberação.

- **Volatilização:** os aleloquímicos liberados na forma volátil são de difícil detecção, identificação e quantificação. As plantas aromáticas, como a roseira (*Rosa* sp.), o eucalipto (*Eucalyptus* sp.) e o mentrasto (*Ageratum conyzoides*) representam um grupo de plantas que liberam compostos voláteis, embora tais compostos não sejam necessariamente nocivos a outras plantas. Os casos mais frequentes de ação de aleloquímicos voláteis ocorrem nas regiões áridas e de temperatura elevada. O exemplo clássico é dos chaparrais da Califórnia, onde duas espécies arbustivas, *Salvia leucocephylla* e *Artemisia californica*, liberam substâncias voláteis do grupo químico dos terpenos, as quais impedem o desenvolvimento de qualquer outra vegetação num raio de um a dois metros (Putnam, 1987). Estas substâncias voláteis são responsáveis pela diferença na composição florística no local de desenvolvimento destas plantas.
- **Lixiviação:** uma variedade de compostos químicos pode ser lixiviada da parte aérea das plantas, pela chuva ou orvalho, e carregados até o solo. Dentre os compostos mais lixiviados encontram-se os ácidos orgânicos, os açúcares, os aminoácidos, as substâncias pécicas, o ácido giberélico, os terpenóides, os alcalóides e os compostos fenólicos (Putnam, 1987). Colton & Einhellig (1980) verificaram que o lixiviado das folhas de *Abutilon theophrasti* inibiu o desenvolvimento da soja (*Glycine max*).
- **Exsudação radicular:** as plantas exudam pelas raízes inúmeros produtos químicos, alguns dos quais com características alelopáticas. É difícil saber com precisão se as substâncias encontradas no solo, às quais são atribuídos efeitos alelopáticos, são provenientes diretamente das raízes, ou produzidas pelos microrganismos a elas associadas ou liberadas pela decomposição dos resíduos orgânicos, nos quais se incluem as células mortas que se desprendem das raízes

(Almeida, 1990). Estudos realizados por Yu & Matsui (1997) mostraram que o exsudado radicular de pepino (*Cucumis sativus*) contém aleloquímicos, como o ácido cinâmico, que inibem a absorção de íons por plântulas intactas de pepino.

- **Decomposição de resíduos vegetais:** a liberação de aleloquímicos associada à decomposição de resíduos vegetais pode ocorrer diretamente pela lixiviação de substâncias presentes nos resíduos, pelo rompimento de tecidos ou células durante o processo de decomposição e extravasamento do seu conteúdo e, ainda, pela produção de substâncias pelos próprios microrganismos responsáveis pelo processo de decomposição (Rice, 1984; Almeida, 1988). Em alguns casos, os metabólitos decorrentes da decomposição são mais tóxicos do que o produto original.

Estudos conduzidos por Prates et al. (1999a,b) revelaram que o uso da parte aérea da leucena (*Leucaena leucocephala*) tanto em cobertura como incorporada ao solo, reduziu a população de plantas daninhas presentes na cultura do milho, com maior efeito sobre as de folhas largas. Isto provavelmente ocorreu devido a mimosina, aleloquímico presente nas folhas desta leguminosa, liberado pela decomposição do material vegetal (Chou & Kuo, 1986).

A ação alelopática produzida por microrganismos associados à decomposição de resíduos vegetais tem sido verificada em alguns casos. O trigo (*Triticum aestivum*) semeado em solo contendo restos da mesma cultura, no sistema de plantio direto, apresenta, às vezes, crescimento e desenvolvimento retardado, causado por uma fitotoxina exsudada pelo fungo *Penicillium urticae*, associado à decomposição da palha (Almeida, 1990).

Os aleloquímicos liberados pelos resíduos vegetais em decomposição, encontram-se distribuídos desuniformemente no solo, concentrando-se nas proximidades dos resíduos. Assim, a extensão do efeito dos aleloquímicos é dependente do maior ou menor contato entre o sistema radicular e os fragmentos dos resíduos vegetais (Patrick, 1971).

4. Metodologias de Estudo da Alelopatia

Nos estudos para evidenciar e provar a presença do efeito alelopático de algum organismo, Fuerst & Putnan (1983) sugerem um protocolo específico com uma série de etapas, semelhante aos postulados de Koch, conforme segue:

1. Demonstrar a interferência usando controles satisfatórios, descrever a sintomatologia e, quantificar a redução no crescimento;
2. Isolar, caracterizar e conduzir ensaios com o aleloquímico, em espécies que foram afetadas anteriormente. Identificar a substância química;

3. Simular a interferência pela aplicação da(s) toxina(s) em doses semelhantes aquelas presentes na natureza, nos estádios apropriados de suscetibilidade;
4. Monitorar a liberação do aleloquímico pelo organismo doador, detectando sua presença e movimentação no ambiente (solo, planta, ar) e sua absorção pelo organismo receptor.

A demonstração dos efeitos alelopáticos tem sido feita experimentalmente por meio da aplicação de extratos de uma planta a sementes ou plântulas de outras espécies. Várias são as técnicas utilizadas para se extrair os aleloquímicos. Normalmente, estas substâncias são extraídas de partes vegetais trituradas e colocadas em contato com um extrator orgânico (álcool, acetona, éter, clorofórmio, etc.) ou água, obtendo-se, após filtração, o extrato contendo os compostos alelopáticos. Este deve ser testado em plantas sensíveis (indicadoras) como a alface, a mais sensível de todas as espécies estudadas, o tomate ou o rabanete (Medeiros, 1989). Deve-se ressaltar, no entanto, que os métodos que envolvem o maceramento ou o aquecimento dos tecidos, ou ainda que usam solventes que não a água, extraem substâncias que em condições normais não seriam liberadas, podendo-se obter resultados que na natureza não são observados (Inderjit & Dakshini, 1995).

Na verdade, é relativamente fácil extrair de uma planta produtos metabólicos que podem inibir o crescimento de outra. Porém, é extremamente difícil provar em estudos de campo, que o efeito inibitório está relacionado à liberação de um aleloquímico e não à competição por água, luz e nutrientes. Deve ser considerado, também, que nem sempre os extratos obtidos de vegetais podem ser considerados como material experimental adequado, pois eles não ocorrem na natureza. É importante lembrar ainda, que testes de laboratório e de casa de vegetação têm que ser tratados com cautela pois, no campo, um grande número de compostos orgânicos pode ser lixiviado do solo ou decomposto pela ação de microrganismos (Rodrigues et al., 1992).

A técnica do bioensaio é um procedimento integrante em todos os estudos de alelopatia. Esta técnica é baseada na resposta biológica de um organismo vivo – plantas superiores ou microrganismos – a uma determinada substância ou, ainda, a metabólitos, servindo como indicativo da presença e, ou, concentração de um composto químico em um substrato (Santelmann, 1977; Streibig, 1988). É uma ferramenta útil e necessária para determinar o potencial alelopático de um organismo ou de um conjunto de substâncias e em todas as etapas de isolamento, fracionamento e identificação de compostos bioativos (Leather & Einhellig, 1986) (Figura 2).

É essencial que em cada bioensaio, os tratamentos com o aleloquímico sejam comparados com tratamentos-controle e com curvas de dose-resposta

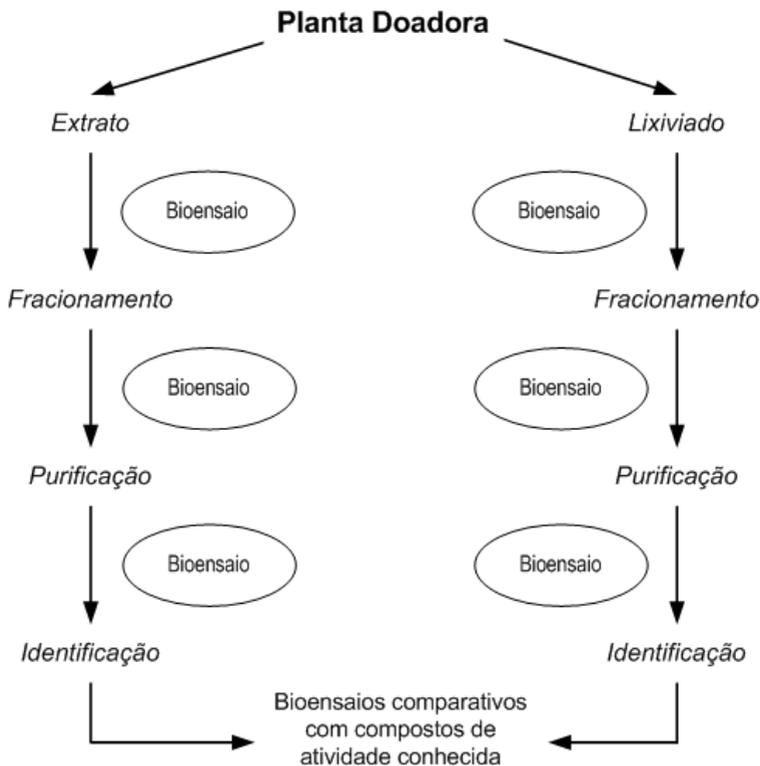


Figura 2. Esquema de utilização de bioensaios para o fracionamento, purificação e identificação de aleloquímicos. Fonte: adaptado de [Leather & Einhellig \(1986\)](#).

do padrão de atividade conhecida ([Leather & Einhellig, 1986](#)). Esta curva do padrão é então usada para estimar a quantidade do aleloquímico existente no material em estudo.

Uma das grandes limitações desta técnica é a falta de padronização, incluindo informação completa da fonte do aleloquímico, método de extração, concentração empregada no estudo, ausência de comparação com compostos conhecidos, condições ambientais e planta-teste empregada ([Leather & Einhellig, 1986](#)). Entretanto quase todos os trabalhos descrevem algum tipo de bioensaio que é usado para demonstrar a atividade alelopática.

Outro problema dos bioensaios é que, normalmente, os efeitos alelopáticos dos extratos resultam mais das atividades sinérgicas de vários aleloquímicos do que da atividade de um produto isolado ([Williamson, 1990](#)).

Em geral, a concentração de cada um está abaixo do mínimo necessário para que atue isoladamente. Além disto, em algumas plantas a liberação de aleloquímicos em concentrações ativas só começa após a planta atingir um determinado estágio de crescimento (Inderjit, 1996). Por exemplo, a planta daninha *Parthenium hysterophorus*, apresenta máxima liberação de aleloquímicos pelas raízes no estágio de florescimento (Kanchan & Jayachandran, 1979). A *Avena fatua* apresenta potencial alelopático sobre o trigo, mas somente a partir do estágio de quatro folhas (Schumacher et al., 1983).

O bioensaio mais utilizado para testar a atividade dos aleloquímicos é a inibição (ou algumas vezes o estímulo) da germinação de sementes. Em geral, este bioensaio é conduzido em placas de Petri, colocando-se as sementes das espécies selecionadas em um substrato saturado com a solução teste. Este estudo é conduzido em ambiente com fotoperíodo e temperatura ótimos para a germinação das espécies selecionadas. A sensibilidade deste bioensaio varia com a espécie em estudo, mas mesmo assim, é um teste de grande validade para o estudo da alelopatia, pois é um método simples, rápido e requer pequena quantidade da solução a ser estudada.

Um avanço substancial nos métodos para avaliação de efeitos alelopáticos foi desenvolvido por Tang & Young (1982), cultivando o capim-hemarthria (*Hemarthria altissima* (Pior.) Stapf & Hubbard) em areia irrigada continuamente com solução nutritiva circulante através do sistema radicular e de uma coluna, contendo uma resina adsorvedora de metabólitos hidrofóbicos extra-celulares. As colunas foram eluídas com metanol e o líquido coletado foi separado nas frações neutra, ácida e básica. Bioensaios dos exsudatos radiculares, usando sementes de alface e a combinação com cromatografia de papel e de camada delgada, mostraram que os inibidores eram, principalmente, compostos fenólicos. Estes autores concluíram que este método de coleta de exsudatos radiculares foi altamente eficiente quando comparado aos métodos convencionais de extração com solventes, pois o sistema radicular não foi perturbado e, deste modo, o método é muito útil em estudos relacionados à química da rizosfera.

Para a detecção de substâncias voláteis, o método mais usado consiste em se colocar a planta doadora (fonte das substâncias) ou partes desta, juntamente com a planta-teste (indicadora) em ambiente fechado, normalmente em campânulas de vidro, de forma que o único veículo de comunicação entre elas seja a atmosfera. Para se amostrar os produtos voláteis dispersos no ar do interior da campânula e responsáveis pelos efeitos alelopáticos, utiliza-se uma seringa. A amostra coletada é então analisada por cromatografia gasosa (Almeida, 1988).

Nos estudos envolvendo a parte aérea das plantas ou os resíduos vegetais, os lixiviados poderão ser obtidos pela lavagem destas partes com água. O extrato recolhido é então usado em bioensaios de germinação de sementes das plantas-teste, geralmente em placas de Petri.

Para o estudo de compostos fenólicos, existem vários tipos de bioensaios conduzidos em laboratório, para investigar o potencial alelopático de plantas (Inderjit, 1996). Shilling & Yoshikawa (1987) desenvolveram um bioensaio para determinar a atividade alelopática dos compostos fenólicos α -phenylacético e *p*-ethoxybenzoico quantitativamente e qualitativamente, utilizando *Echinochloa crusgalli* e *Sesbania exaltata* como espécies de plantas-teste. Verificaram que a biomassa fresca da parte aérea e das raízes foram as melhores características para se avaliar a fitotoxicidade dos compostos fenólicos. Outros estudos têm mostrado que o crescimento de raiz é uma característica mais sensível do que o crescimento da parte aérea (Blum & Rebbeck, 1989; Lyu & Blum, 1990; Inderjit & Dakshini, 1995).

Na maioria das vezes estes bioensaios são utilizados para avaliar a atividade alelopática ou para identificar e isolar aleloquímicos presentes nas plantas com potencial alelopático. Atualmente, as técnicas de cromatografia líquida (HPLC), gasosa e espectroscopia de massa, têm sido utilizadas com sucesso para as análises quantitativas e qualitativas dos compostos fenólicos (Dey & Harbone, 1990; Inderjit & Dakshini, 1995).

Provas de alelopatia requerem não somente protocolos rigorosos, mas, também, esforços cooperativos entre pesquisadores de várias disciplinas, incluindo não só os envolvidos com a cultura em estudo bem como especialistas em bioquímica, química, herbicidas, microbiologia, solos, e outras áreas.

5. Mecanismos e Modo de Ação dos Aleloquímicos

A elucidação dos mecanismos e do modo pelos quais os aleloquímicos modificam o crescimento e o desenvolvimento das plantas têm sido para os pesquisadores um contínuo desafio, isto em razão da limitada disponibilidade de trabalhos de pesquisa que abordam esta questão. De acordo com Einhellig (1986), geralmente, os aleloquímicos são avaliados pelo seus impactos na germinação das sementes ou em algum aspecto do crescimento das plantas, sem levar em consideração a sequência de eventos celulares que pode ocorrer devido à redução no crescimento.

Uma maneira de se avaliar o modo de ação de um aleloquímico específico, seria por meio do monitoramento do efeito deste produto sobre as principais funções das plantas. As pesquisas neste sentido tem permitido concluir que os aleloquímicos interferem com muitos dos processos metabólicos primários e no sistema de crescimento das plantas. De uma maneira geral, a ação dos aleloquímicos se resume à interferência nas atividades vitais das plantas, ou seja, na fotossíntese, respiração, assimilação de nutrientes, síntese de proteínas, atividades enzimáticas, permeabilidade da plasmalema e no desenvolvimento da planta (Almeida, 1988; Siqueira et al., 1991).

5.1 Regulação do crescimento

- **Divisão celular:** A divisão e o alongamento celular são fases essenciais do crescimento e desenvolvimento das plantas e geralmente os inibidores de crescimento podem modificar estes eventos. Substâncias voláteis de *Salvia leucophylla*, principalmente cineole e cânfora reduziram a divisão e o alongamento e aumentaram o diâmetro de células da radícula e do hipocótilo de pepino (Muller, 1965).
- **Síntese orgânica:** Vários compostos fenólicos modificam a biossíntese dos principais constituintes das plantas e a distribuição de carbono nas células. Van Sumere et al. (971) verificaram que coumarina, grupos dos ácidos cinâmico e benzóico, além dos aldeídos, inibiram a absorção e incorporação de ^{14}C -fenilalanina pela levedura (*Saccharomyces cerevisiae*). Testes adicionais com coumarina e ácido ferúlico mostraram que estes eventos também foram suprimidos em sementes de alface (*Lactuca sativa*) e embriões de cevada (*Hordeum vulgare*). De acordo com Einhellig (1986) a inibição da síntese de proteínas pelos ácidos cinâmico e ferúlico foi um indicador seguro da ação destes ácidos sobre o crescimento das plantas de alface. Em contrapartida, a adição de 50 μM de ácido clorogênico em calos de *Prunus avium*, causou proliferação de tecido e elevação na taxa de síntese de proteínas, sugerindo assim, que várias enzimas foram estimuladas por esta concentração de polifenóis (Feuch & Schmid, 1980). Conclui-se, portanto, que aparentemente, a influência de compostos fenólicos no metabolismo nem sempre é previsível.
- **Interações com hormônios:** Até hoje tem sido uma intrigante questão para a pesquisa saber como os aleloquímicos influenciam o delicado balanço de hormônios envolvidos no crescimento das plantas. Segundo Einhellig (1986), existem evidências que um dos mecanismos de ação dos aleloquímicos fenólicos é a alteração no nível do ácido indolacético (AIA), embora outras substâncias como a escopoletina e os ácidos clorogênico, cinâmico e benzóico inibam ou estimulem o nível de AIA. Com base em alguns estudos, Lee et al. (1982) concluíram que os ácidos fenólicos podem ser divididos em dois grupos: supressores da destruição do AIA, como os ácidos clorogênico, caféico e ferúlico e estimulantes da AIA oxidase, como os ácidos *p*-cumárico, *p*-hidroxibenzóico e vanílico. Alguns polifenóis reduzem o crescimento das plantas por ligarem-se ao ácido giberélico (GA), enquanto outros promovem o crescimento por ligarem-se ao ácido abscísico (ABA). Em bioensaio com ervilha e pepino, o tanino inibiu o crescimento das plantas induzido pelo GA (Corcoran et al., 1972). Pesquisas adicionais são necessárias para elucidar como os aleloquímicos relacionam-se com a atividade hormonal e, por conseguinte,

inibem o crescimento das plantas. Pelas informações disponíveis pode-se inferir que em alguns casos e em algum grau os efeitos dos aleloquímicos estão envolvidos nestas interações.

- **Efeitos na atividade de enzimas:** Atualmente já se sabe que os compostos fenólicos interferem na atividade da AIA oxidase e amilase, assim como outros aleloquímicos alteram a síntese e função de muitas enzimas. (Jain & Srivastava, 1981) observaram que a atividade da nitrato redutase em milho aumentou com a adição de 10 μM de ácido salicílico e foi inibida com 1000 μM . Em várias situações os aleloquímicos têm inibido proteinases e enzimas pectolíticas, catalases, peroxidases, fosforilases, celulasas e outras (Rice, 1984). Em nenhum caso foi estabelecido se tais efeitos são a ação primária causando a redução do crescimento.

5.2 Mecanismo respiratório

Alguns aleloquímicos, como por exemplo os monoterpenos, são capazes de alterar a taxa respiratória de algumas plantas. Einhellig (1986) supõe que estas substâncias são tóxicas, pois em testes de laboratório com trigo (*Triticum aestivum*), alguns dos monoterpenos aumentaram e outros diminuíram a respiração das plantas.

Uma ampla série de compostos como as quinonas, os flavonóides e o ácido fenólico interfere com as funções mitocondriais. Stenlid (1970) verificou que os flavonóides interferem com a produção de ATP, enquanto as quinonas inibem a absorção de O_2 , embora esta última em nível reduzido possa estimular o processo respiratório. Outras pesquisas mostram que os ácidos *p*-cumárico, cinâmico e 2-metlinaftoquinona reduzem a razão ATP/O em suspensão mitocondrial de levedura, indicando que houve inibição da fosforilação oxidativa (Putnam, 1987).

Conforme (Einhellig, 1986), a maioria dos estudos para avaliar o efeito de algum aleloquímico no metabolismo respiratório é realizada em nível de enzimas, mitocôndrias isoladas e fragmentos de tecidos, dificultando a avaliação destas substâncias sobre uma planta intacta. De acordo com este autor, nem todos os aleloquímicos podem ser considerados como agentes que interferem no metabolismo respiratório das plantas.

5.3 Fotossíntese e processos relacionados

- **Efeito na fotossíntese:** O aumento da biomassa seca das plantas está ligado à fixação de carbono e, por conseguinte, a eficiência fotossintética. Einhellig (1986) estudou o efeito do aleloquímico escopoletina na taxa fotossintética líquida de várias espécies de plantas cultivadas em solução nutritiva. Verificou que a adição de 500 ou 1000 μM de escopoletina no meio de cultivo do tabaco (*Nicotiana tabacum*) reduziu a taxa fotossintética líquida a partir do segundo dia

e esta continuou a declinar por mais dois dias, ocorrendo uma lenta recuperação, após este período. Verificou também que a respiração não foi alterada e que a expansão da área foliar foi reduzida paralelamente à fotossíntese. Este aleloquímico também reduziu a taxa fotossintética do girassol (*Helianthus annuus*) e do caruru (*Amaranthus retroflexus*), portanto, com impacto sobre espécies, C₃ e C₄. Estudos mais recentes mostram que o sorgoleone, substância exsudada das raízes de sorgo, causa inibição da fotossíntese. Segundo Gonzalez et al. (1997) o sorgoleone provou ser um potente inibidor do transporte de elétrons no fotossistema II (FSII) em cloroplastos isolados e na membrana do FSII. Neste estudo o sorgoleone exibiu maior atividade específica do que o diuron, um dos herbicidas inibidores da fotossíntese mais conhecidos.

- **Resposta estomática:** Einhellig (1986) observou que na presença de escopoletina na solução nutritiva, plantas de várias espécies mostraram menor perda de turgor foliar e redução na taxa fotossintética, o que pode ter ocorrido devido ao fechamento estomático que limitou a disponibilidade de CO₂. Verificou também que a adição de 500 a 1000 μM de escopoletina e ácido clorogênico provocou o fechamento estomático em tabaco e girassol, com boa correlação entre o efeito da escopoletina na abertura estomática e taxa fotossintética. A relação entre a interferência do aleloquímico com a função estomática e a redução no crescimento, ainda não está bem esclarecida. Einhellig (1986) observou que os estômatos de tabaco fecharam com a aplicação de 1000 μM de ácido tânico, mas não foram afetados por 100 μM, que foi o limite mínimo de concentração do ácido que causou a redução do crescimento das plantas.
- **Conteúdo de clorofila:** Nos estudos com aleloquímicos, a clorose tem sido relacionada como um dos sintomas da interferência destas substâncias sobre as plantas. Einhellig (1986) verificou que seis dias após o tratamento de plantas de soja com os ácidos ferúlico, *p*-cumárico e vanílico, as plantas apresentavam menor peso seco e menos clorofila na folha do que as plantas do tratamento controle. Em contraste, plântulas de sorgo não apresentaram redução no conteúdo de clorofila nas folhas, apesar do crescimento das plântulas ter sido inibido. A perda de clorofila provavelmente contribuiu para uma menor taxa fotossintética, entretanto, os diferentes efeitos no conteúdo da clorofila de soja e sorgo mostram que é necessário ter cuidado para sugerir que o primeiro evento altera o crescimento das plantas. No caso da soja, o autor pressupõe que a redução da clorofila pode ter sido devida a um aumento na sua degradação ou a uma inibição da síntese de Mg-porfirina pelos aleloquímicos. Inderjit (1996) observou que compostos solúveis da planta daninha *Pluchea*

lanceolata influenciou o conteúdo de clorofila e a taxa fotossintética líquida das folhas de aspargo (*Asparagus officinalis*) sob condições de casa de vegetação.

5.4 Absorção de nutrientes e processos associados

- **Absorção de íons e conteúdo mineral:** Monitoramento da absorção de nutrientes por cortes de raízes tem mostrado que os ácidos benzóico e cinâmico, as hidroquinonas, juglona, naringenina e florretina são substâncias que interferem com o processo de absorção. Glass (1973) mostrou que os ácidos benzóico e cinâmico inibiram a absorção de PO_4^{3-} e K^+ pelas raízes de cevada. Harper & Balke (1981) mostraram que com a redução do pH do meio de 6,5 para 4,5, o ácido salicílico causou grande inibição na absorção de K^+ pelas raízes de aveia. Assim, sob determinadas condições os aleloquímicos podem inibir a absorção de nutrientes. Poucos estudos têm avaliado o efeito específico de aleloquímicos no conteúdo mineral de plantas intactas. Einhellig (1986) cita alguns trabalhos onde foi observado inibição na absorção de pelas plantas de soja em presença de ácido ferúlico. Este ácido quando aplicado em sorgo no limite de inibição de crescimento (250 e 500 μM) reduziu a concentração de PO_4^{3-} nas raízes e parte aérea e de K^+ e Mg^{2+} nas raízes.
- **Efeito nas membranas:** Os aleloquímicos interferem com a absorção de nutrientes, provavelmente devido a um efeito na membrana celular, como por exemplo, alterando a sua seletividade. Glass & Dunlop (1974) verificaram que a membrana das células de raiz de cevada foi rapidamente despolarizada pela adição de 500 μM do ácido salicílico em meio tampão (pH 7,2). O potencial mudou de -150 mV para próximo de zero em 12 minutos. Ácidos benzóico e cinâmico testados a 250 μM , também causaram despolarização. Igualmente, níveis micromolares dos ácidos benzóico e butírico causaram despolarização da membrana da célula de coleóptilo de aveia (Bates & Goldsmith, 1983). Explicação plausível para o decréscimo observado no potencial da membrana inclui a inibição da ATPase, a qual produz a diferença de potencial e a redução na energia disponível para seu funcionamento. Glass & Dunlop (1974) avaliaram o efeito de ácidos fenólicos em células de raízes de cevada e sugeriram que estes compostos causaram aumentos na permeabilidade da membrana para cátions e ânions, admitindo um efluxo não específico de íons.
- **Efeito na relação hídrica da planta:** De acordo com Einhellig (1986), os ácidos *p*-cumárico e ferúlico reduzem o potencial de água das folhas de sorgo e de plântulas de soja, sendo a diferença resultante

da redução do potencial osmótico e pressão de turgor das células. Aleloquímicos que reduzem o crescimento de plantas podem também ter parte dos seus efeitos relacionados com a interrupção do fluxo normal de água na planta. Segundo [Rice \(1984\)](#), os aleloquímicos podem interferir com o fluxo do xilema, pelo entupimento dos vasos, sugerindo assim, que parece provável uma interdependência entre balanço hídrico e efeitos dos aleloquímicos.

6. Fatores que Afetam a Intensidade dos Efeitos Alelopáticos

[Einhellig \(1996\)](#) ilustra na forma de um triângulo, as interações de fatores que influenciam a alelopatia ([Figura 3](#)). Este modelo mostra que a alelopatia resulta da ação combinada de vários fatores, não estando isolada dos fatores que alteram o crescimento das plantas.



Figura 3. Relação entre aleloquímicos e fatores ambientais influenciando o crescimento das plantas.

Muitos pesquisadores admitem que as plantas que sofrem estresses por fatores abióticos como temperatura, radiação, nutrientes e água e, ou, bióticos como doenças e pragas, durante o crescimento, aumentam a produção de metabólitos secundários ([Gershenzon, 1984](#); [Timmermann et al., 1984](#); [Einhellig, 1996](#); [Inderjit, 1996](#)). Estas mudanças metabólicas são importantes mecanismos de defesa da planta, induzindo a maior produção de aleloquímicos e conseqüentemente, alterando as estratégias de manejo da alelopatia nas culturas ([Einhellig, 1995, 1996](#)).

Estudos têm mostrado que os resultados dos bioensaios de crescimento de plântulas em presença de aleloquímicos, variam de acordo com as condições ambientais do local de instalação dos ensaios. Tem-se verificado que os aleloquímicos possuem maior efeito inibitório quando os bioensaios são conduzidos com temperaturas elevadas ([Steinsiek et al., 1982](#); [Qasem &](#)

Abu-Irmaileh, 1985; Fisher et al., 1994). De acordo com Einhellig & Eckrich (1984) foi necessário maior quantidade de ácido ferúlico para inibir o crescimento do sorgo a 29°C do que a 37°C. O mesmo foi verificado para a soja, em que 100 μ M de ácido ferúlico não afetou o crescimento das plantas a 23°C, mas inibiu a 34°C.

Qualidade e intensidade da luz e duração do período luminoso são também importantes fatores que regulam a síntese de aleloquímicos nas plantas. Plantas de tabaco expostas a luz vermelha no fim do dia produzem mais alcalóides mas menos ácidos fenólicos do que aquelas expostas a luz vermelho distante (Kasperbauer et al., 1970). Rice (1984) observou que dias longos aumentam a concentração de ácido fenólico e terpenos em muitas espécies de plantas.

Deficiência nutricional também pode influenciar a produção de aleloquímicos. Os compostos estudados mais detalhadamente são os fenólicos e a escopolina. Rice (1984) verificou que a deficiência de boro, cálcio, magnésio, nitrogênio, fósforo, potássio ou enxofre aumenta a concentração de ácido clorogênico e escopolina em muitas plantas.

Estresse hídrico, isolado ou em combinação com outros estresses, induz aumento substancial da concentração dos ácidos clorogênico e isoclorogênico nas plantas. Estudos realizados por Del Moral (1972) mostraram que em girassol, a combinação de estresse hídrico com deficiência de nitrogênio promoveu aumento de 15 vezes na concentração destes ácidos.

Os ácidos fenólicos estão sujeitos à degradação por microrganismos, polimerização, adsorção às partículas do solo e adsorção ou absorção pelas sementes e raízes. Outros fatores como pH, temperatura, nível de umidade e matéria orgânica também podem modificar a atividade e disponibilidade destas substâncias (Klein & Blum, 1990).

As interações entre substâncias alelopáticas e o solo dependem das características químicas das mesmas e das propriedades do solo (Chou & Waller, 1989). Os ácidos fenólicos presentes no solo estão sujeitos à retenção reversível ou irreversível pelas partículas orgânicas e, ou, inorgânicas (Dalton et al., 1987). No entanto, a retenção não é um processo simples, pois vários mecanismos de ligação podem estar envolvidos (Waller, 1987).

Okamura (1990), na tentativa de elucidar a retenção, verificou que numa mistura de vários ácidos fenólicos, cada um foi independentemente adsorvido em material amorfo (alofanas) por troca iônica, pontes de hidrogênio e, ou coordenação. No caso da haloisita e ilita, o ácido protocatequico e o *p*-hidroxibenzóico foram retidos por pontes de hidrogênio nas intercadas dos minerais de argila e os outros compostos foram pouco adsorvidos, agindo como catalizadores.

A sorção-dessorção do ácido *p*-cumárico (ácido 4-hidroxicinâmico), do ácido ferúlico (ácido 3-metoxi-4-hidroxicinâmico), ácido verátrico (ácido 3,4-dimetoxibenzóico), ácido vanílico (ácido 3-metoxi-4-hidroxibenzóico) e ácido *p*-hidroxibenzóico (ácido 4-hidroxibenzóico) foi caracterizada em

solos com diferentes propriedades físico-químicas por [Cecchi et al. \(2004\)](#). Os ácidos fenólicos foram sorvidos rapidamente (<8 h) e em proporções elevadas em relação ao montante aplicado (média de 84%). A sorção foi irreversível. O pré-tratamento de solos para remover matéria orgânica e óxidos metálicos livres do solo diminuiu a sorção. A sorção dos ácidos *p*-cumárico e ferúlico foi correlacionada com o teor de argila do solo e a sorção de ácido verátrico foi correlacionada com diversos fatores do solo. Em contraste, nenhuma relação consistente entre as características do solo e a sorção de ácido vanílico e *p*-hidroxibenzóico foi encontrada. Com base nos resultados destes experimentos, ou seja, a alta reatividade dos ácidos fenólicos, é pouco provável que estes produtos químicos possam ser transportados para longe do seu ponto de origem, limitando o seu raio de influência. Parece que, para que estes ácidos fenólicos possam ter efeitos alelopáticos sobre plantas, eles teriam que persistir no solo por longos períodos, resultando em um acúmulo da substância química a níveis elevados o suficiente para que pudessem exercer efeitos alelopáticos, embora eles sejam fortemente adsorvidos em baixas concentrações.

Estudando o efeito alelopático de saponinas de raízes de alfafa (*Medicago media* PERS) e trevo vermelho (*Trifolium pratense* L.) sobre o crescimento de plântulas de trigo (*Triticum aestivum* L.), [Oleszek & Jurzysta \(1987\)](#) observaram que a inibição do crescimento de plântulas de trigo foi mais pronunciada em solos arenosos do que nos solos argilosos, o que foi atribuído à mais alta adsorção dos inibidores nos solos argilosos, com consequente redução das suas atividades.

Avaliando o efeito de resíduos de colza (*Brassica napus*), sorgo (*Sorghum bicolor*), ervilha (*Pisum sativum* L.) e trigo (*Triticum aestivum*), incorporados em solo arenoso e argiloso, sobre a germinação e o crescimento inicial do trigo, [Jessop & Stewart \(1983\)](#) observaram que cada resíduo provocou maior redução na germinação do trigo no solo arenoso e tanto o crescimento em altura como o comprimento do sistema radicular foram também menores neste solo.

[Bhowmik & Doll \(1982\)](#), avaliando o efeito de extratos aquosos de resíduos secos de algumas plantas daninhas sobre o desenvolvimento do milho em três tipos de solos, também verificaram que o efeito alelopático foi maior no solo mais arenoso. De acordo com [Einhellig & Leather \(1988\)](#), os efeitos alelopáticos são frequentemente mais severos em solos de textura arenosa. No entanto, em condições de excesso de umidade, os efeitos podem ser mais acentuados em solos mais argilosos.

Além da textura, o pH do solo e também das substâncias alelopáticas alteram a natureza das interações que ocorrem entre as moléculas dos aleloquímicos e do solo. Alguns trabalhos têm mostrado que a atividade dos ácidos é maior quando estes estão na forma não dissociada. Assim, já que uma diminuição do pH leva a um aumento relativo da fração não dissociada, o potencial de fitotoxicidade de um ácido aumenta muito com

o aumento da acidez do ambiente ao redor da célula ou raiz (Jalal & Read, 1983).

Blum et al. (1985), avaliando o efeito dos ácidos ferúlico e *p*-cumárico sobre a expansão foliar do pepino (*Cucumis sativus*) em solução nutritiva, observaram que a expansão da área foliar das plântulas foi inibida pelos dois ácidos e a magnitude destas inibições foi influenciada pela concentração dos ácidos e pelo pH, tendo sido maior a inibição em pH 5,5 do que a 6,3 e 7,0.

Dalton et al. (1983) observaram diferença na retenção do ácido ferúlico sob pH 5,0 e 7,9 em montmorilonita. Isto pode estar relacionado à saturação de Ca^{+2} , pois, em pH 7,9, o ácido ferúlico está na forma aniônica, podendo se ligar, por meio de uma ponte de cátion às partículas de argila, de modo que sua recuperação em solução é menor. A adsorção através de um íon trocável provocará a aproximação de moléculas orgânicas favorecendo a polimerização.

Whitehead et al. (1981), avaliando a influência do pH na liberação de compostos fenólicos do solo, raízes e palha, observaram que as quantidades de ácidos fenólicos extraídos aumentaram com a elevação do pH de 7,5 para 10,5, de forma que em maiores valores de pH, o efeito alelopático pode ser maior. Em valores de pH menores do que 7,5 as quantidades de compostos fenólicos extraídos foram extremamente baixas.

Em solo submetido ao plantio de trigo com e sem preparo convencional, e de soja com preparo convencional, o conteúdo de ácidos fenólicos das amostras de solo correlacionou-se positivamente com o conteúdo de carbono, nitrogênio, pH e conteúdo de água do solo (Blum et al., 1991). Além disto, em valores de pH mais altos, a solubilidade de ácidos fenólicos foi maior.

Conclui-se que tanto o efeito da textura como do pH na ocorrência de efeito alelopático não está ainda muito claro e, talvez, estes resultados contraditórios sejam devidos à interação da textura e do pH com outras propriedades e características dos solos.

7. Utilização da Alelopatia no Manejo de Plantas Daninhas nos Agroecossistemas

Um dos mais sérios problemas da agricultura moderna é a perda de produção das culturas causada pelas plantas daninhas, que a nível mundial, é estimada em 10% (Altieri & Liebman, 1988). Entretanto, estes dados são preliminares e baseados somente no impacto das plantas daninhas dominantes, não levando em conta o total de plantas daninhas que colonizam os campos cultivados.

Sob o ponto de vista da agricultura, o estudo da alelopatia assume destacada importância. O conhecimento detalhado das reações alelopáticas de plantas cultivadas e de invasoras, permitirá melhorar os sistemas agrícola-

las, por meio da implementação de técnicas tais como rotação de culturas, época e processos de semeadura mais adequados (Gomide, 1993).

Uma vez que os aleloquímicos são comuns nos vegetais e comprovadamente tóxicos para as plantas, mas de ação seletiva, admite-se a possibilidade de, conhecida a estrutura química do(s) componente(s) ativos(s) envolvido(s), se obter a partir destes produtos, herbicidas com as vantagens ecológicas dos produtos naturais. Diversos são os aleloquímicos que podem ser utilizados como herbicidas naturais, em substituição aos químicos, com destaque para os alcalóides, benzoxiazinonas, derivados do ácido cinâmico, coumarinas e compostos cianogênicos, pelo elevado potencial alelopático destes compostos (Putnam, 1988). Duke et al. (1988) relatam o uso do herbicida de origem natural cinmethylin, derivado de terpenóide biologicamente ativo encontrado em plantas do gênero *Artemisia* sp. A função desta substância inclui, principalmente, a inibição da germinação de sementes e do crescimento das plantas daninhas. Hatzios (1987) relata alguns produtos químicos sintetizados a partir de compostos naturais, que são comercializados para o controle de plantas daninhas (Tabela 1).

Tabela 1. Herbicidas derivados de compostos naturais. Fonte: Hatzios (1987).

Composto natural	Fonte (planta ou microrganismo)	Herbicida (nome comercial)	Fabricante/País
Anisomicina	<i>Streptomyces</i> sp.	Methoxyphenone	Nihon/Japão
Benzoxazinonas (ácido hidroxâmico)	Gramíneas	Banzanin	BASF/Alemanha
Bialafos	<i>Streptomyces hygroscopicus</i> e <i>Streptomyces viridochromogenes</i>	Herbiaceae	Japão
Cineole	Diversas plantas	Cinmethyline	Shell/EUA
Ácido fusárico	<i>Fusarium</i> sp.	Picloram	DOW/EUA
Iprexil	<i>Iprex pachyon</i>	Benzodox	Gulf/EUA
Moniliformina	<i>Fusarium moniliforme</i>	3,4-dibutoxy moniliformin	Ciba-Geigy/Suíça
Fosfotricina	<i>Streptomyces viridochromogenes</i>	Glufosinate	Hoechst/Alemanha
Ácido quinolínic	<i>Nicotina tabacum</i>	Quinlorac	BASF/Alemanha

7.1 Efeito alelopático das plantas daninhas

Existe um grande número de espécies de plantas daninhas com potencial alelopático (Tabelas 2 e 3). Estas plantas poderiam contribuir para o controle de outras plantas daninhas, por meio da produção de exsudatos, lixiviados e compostos voláteis.

Há evidências que algumas das mais agressivas plantas daninhas perenes mundialmente distribuídas, incluindo *Agropyron repens*, *Cirsium arvensis*, *Sorghum halepense* e *Cyperus esculentus*, apresentam influências alelopáticas, particularmente por meio da liberação de toxinas originadas de sua decomposição (Putnam, 1987). Tais influências, no entanto, podem afetar não somente as plantas daninhas, mas também as culturas por

Tabela 2. Métodos de superação dos principais mecanismos de dormência em sementes – Dicotiledôneas. Fonte: Kohli et al. (1998).

Planta daninha	Planta doadora	Cultura receptora	Efeito causado sobre as espécies receptoras
<i>Amaranthus palmeri</i> (caruru)		<i>Allium cepa</i> (cebola), <i>Daucus carota</i> (cenoura)	Resíduo da planta reduz o peso fresco e o crescimento das plântulas
<i>Amaranthus retroflexus</i> (caruru)		<i>Zea mays</i> (milho), <i>Glycine max</i> (soja)	Extrato aquoso inibe o crescimento do hipocótilo em soja e do coleóptilo em milho
<i>Alternanthera triandra</i> (carrapichinho)		<i>Glycine max</i> (soja), <i>Arachis hypogaea</i> (amendoim), <i>Phaseolus aureus</i> (feijão)	Reduz o crescimento da planta teste
<i>Ambrosia trifida</i> (losna-do-campo)		<i>Raphanus sativus</i> (rabanete), <i>Sorghum</i> sp. (sorgo)	Extrato aquoso inibe a germinação e reduz o crescimento das plântulas
<i>Bidens pilosa</i> (picão-preto)		<i>Lactuca sativa</i> (alface), <i>Phaseolus vulgaris</i> (feijão-comum), <i>Zea mays</i> (milho), <i>Sorghum bicolor</i> (sorgo)	Exsudato de raiz inibe o crescimento das plântulas
<i>Eupatorium odoratum</i> (cambará, mata-pasto)		<i>Euphorbia heterophylla</i> (amendoim-bravo), <i>Vigna unguiculata</i> (feijão-caupi)	Resíduos de caule, folhas e raízes retardam a germinação e reduzem a área foliar e a produção de matéria seca
<i>Parthenium hysterophorus</i> (losna-branca, fazendeiro)		<i>Phaseolus vulgaris</i> (feijão-comum), <i>Vigna sinensis</i> (feijão-caupi)	Folhas secas misturadas com o solo reduzem o crescimento e nodulação da planta
<i>Xanthium strumarium</i> (carrapichão)		<i>Brassica campestris</i> (nabo), <i>Lactuca sativa</i> (alface), <i>Pennisetum americanum</i> (milheto)	Extrato aquoso de diferentes partes da planta reduz a germinação, o crescimento e o peso seco das plantas-teste
<i>Chenopodium album</i> (ançarinha-branca)		<i>Glycine max</i> (soja), <i>Zea mays</i> (milho)	Extrato aquoso do resíduo inibe o crescimento da raiz e do coleóptilo
<i>Euphorbia hirta</i> (erva de Santa Luzia)		<i>Arachis hypogaea</i> (amendoim), <i>Glycine max</i> (soja), <i>Phaseolus aureus</i> (feijão)	Secreção da raiz afeta a germinação e o crescimento das plantas-teste
<i>Oxalis corniculata</i> (azedinha, trevo)		<i>Triticum aestivum</i> (trigo)	Extrato aquoso das folhas e tubérculos reduz o crescimento das plântulas
<i>Datura stramonium</i> (trombeteira)		<i>Hordeum vulgare</i> (cevada), <i>Triticum aestivum</i> (trigo)	Alcalóide que lixivia das sementes retarda o crescimento das plântulas
<i>Lantana camara</i> (cambará)		<i>Glycine max</i> (soja), <i>Zea mays</i> (milho)	Resíduo da parte aérea afeta o crescimento da parte aérea e das raízes das plantas-teste

Tabela 3. Métodos de superação dos principais mecanismos de dormência em sementes – Monocotiledôneas. Fonte: Kohli et al. (1998).

Planta doadora	daninha	Cultura receptora	Efeito causado sobre as espécies receptoras
<i>Agropyron repens</i> (trigo silvestre)		<i>Avena sativa</i> (aveia), <i>Zea mays</i> (milho), <i>Glycine max</i> (soja), <i>Phaseolus vulgaris</i> (feijão-comum)	Extrato aquoso de rizomas ou de parte aérea retarda a germinação e reduz o crescimento da raiz
<i>Cyperus esculentus</i> (tiriricão)		<i>Glycine max</i> (soja), <i>Zea mays</i> (milho)	Resíduo das plantas e extrato reduzem o peso seco das plantas-teste
<i>Cyperus rotundus</i> (tiririca)		<i>Allium cepa</i> (cebola), <i>Lycopersicum esculentum</i> (tomate), <i>Raphanus sativus</i> (rabanete)	Extrato aquoso reduz a sobrevivência das plantas-teste
<i>Cynodon dactylon</i> (grama-seda)		<i>Prunus persica</i> (pês-sego)	Crescimento de árvores recém plantadas é afetado
<i>Lolium perenne</i> (azevém)		<i>Lactuca sativa</i> (alface)	Extrato da lavagem das sementes com água inibe fortemente a germinação e o crescimento das plântulas
<i>Setaria glauca</i> (capim-rabo-de-raposa)		<i>Glycine max</i> (soja), <i>Zea mays</i> (milho)	Resíduo da planta reduz a altura, o crescimento e o peso fresco da parte aérea das plantas-teste
<i>Sorghum halepense</i> (capim-massambará)		<i>Hordeum vulgare</i> (cevada)	Apodrecimento de plantas no solo inibe o crescimento de raízes e de parte aérea

meio do atraso ou impedimento da germinação das sementes, da redução do crescimento das plântulas e da influência no processo de simbiose das culturas.

Estudos realizados por Vidal et al. (1986) evidenciaram o potencial alelopático de extratos aquosos de raiz e parte aérea do capim-marmelada (*Brachiaria plantaginea*) na germinação e desenvolvimento de plântulas de feijão, milho, soja, trigo, centeio, azevém, tremoço-azul e ervilhaca, sem, no entanto, caracterizar a(s) substância(s) envolvida(s). Deve ser salientado, que é difícil isolar alelopátia de outros mecanismos de interferência. Entretanto, com o desenvolvimento de novas técnicas, espera-se demonstrar o efeito alelopático de forma mais convincente.

7.2 Efeito alelopático das culturas

Várias culturas exibem forte alelopátia, principalmente no crescimento das culturas subsequentes. Muitos destes efeitos, tais como em *Triticum aesti-*

vum (trigo), *Oryza sativa* (arroz), *Zea mays* (milho), *Brassica* spp. (canola, couve) e *Secale cereale* (centeio), são atribuídos à decomposição do resíduo das folhas no campo após a colheita. O resíduo das culturas não só inibe o crescimento das plântulas de outras culturas, mas também da mesma espécie (Srivastava et al., 1986; Lodhi et al., 1987).

Extrato de resíduos de milho causa fitotoxicidade às próprias plântulas de milho, reduzindo o seu crescimento (Yakle & Cruse, 1984; Martin et al., 1990). Este efeito é consideravelmente reduzido utilizando-se a prática de rotação do milho com a soja (Turco et al., 1990). Jiménez et al. (1983), observaram que além do resíduo de milho, os grãos de pólen desta cultura também possuem propriedades alelopáticas.

Trigo, triticale, aveia, centeio, nabo, tremoço e colza apresentam efeito inibidor de germinação e desenvolvimento de capim-marmelada (*Brachiaria plantaginea*), capim-carrapicho (*Cenchrus echinatus*) e amendoim-bravo (*Euphorbia heterophylla*) (Almeida & Rodrigues, 1985).

As culturas que apresentam potencial alelopático (Tabela 4) devem ser bem manejadas com o objetivo de controlar plantas daninhas e reduzir o aparecimento de doenças, aumentando assim a produtividade das culturas.

8. Manejo de Plantas Daninhas na Agricultura

No Brasil estima-se uma perda média na produção anual da principais culturas em torno de 58,2% devido as plantas daninhas (Goellner, 1993). Como uma medida de controle, os agricultores têm dependido cada vez mais de herbicidas sintéticos, aumentando os custos de produção e o potencial de danos ao ambiente. Entretanto, a preocupação com os efeitos danosos dos agrotóxicos à saúde pública e a conscientização sobre a necessidade de proteção ambiental e utilização racional dos recursos naturais têm aumentado a demanda por agentes biologicamente renováveis, como os herbicidas naturais.

As plantas daninhas podem ser suprimidas por meio de plantas vivas ou de seus resíduos (Putnam & DeFrank, 1983). Kohli et al. (1998) sugerem três propostas pelas quais a alelopatia poderia ser manipulada no manejo de plantas daninhas:

1. Transferência de genes responsáveis pela síntese de aleloquímicos entre as culturas;
2. Uso de rotação de culturas, combinando culturas sucessoras capazes de reduzir a população de plantas daninhas por meio do seu potencial alelopático e;
3. Uso de aleloquímicos obtidos das plantas como herbicidas, sendo um método seguro e efetivo uma vez que são produtos naturais biodegradáveis e não persistem no solo como poluentes.

Tabela 4. Culturas com propriedades alelopáticas. Fonte: Kohli et al. (1998).

Cultura doadora	Cultura receptora	Efeito causado sobre as espécies receptoras
<i>Helianthus annuus</i> (girassol)	<i>Glycine max</i> (soja), <i>Sorghum</i> spp. (sorgo)	Folhas secas quando misturadas ao solo inibem a germinação e reduzem o crescimento das plântulas
<i>Helianthus annuus</i> (girassol)	<i>Triticum aestivum</i> (trigo)	Resíduos da cultura de girassol no campo, reduzem de 4 a 33% a germinação de sementes de trigo
<i>Brassica campestris</i> (nabo)	<i>Vigna radiata</i> (feijão-mungo-verde)	Extrato aquoso de resíduos inibe a germinação e reduz o crescimento das plântulas
<i>Raphanus sativus</i> (rabanete)	<i>Lactuca sativa</i> (alface)	Resíduo de raízes ou de parte aérea inibe a germinação
<i>Ipomoea batatas</i> (batata-doce)	<i>Cyperus esculentus</i> (tirikão), <i>Medicago sativa</i> (alfafa)	Extrato aquoso e metanólico retardam a germinação e reduzem a matéria seca das plantas
<i>Glycine max</i> (soja)	<i>Brassica rapa</i> (mostarda), <i>Medicago sativa</i> (alfafa), <i>Raphanus sativus</i> (rabanete), <i>Zea mays</i> (milho)	Extrato aquoso inibe a germinação das quatro espécies e o crescimento inicial das plantas de milho
<i>Lupinus albus</i> (trevoço)	<i>Amaranthus retroflexus</i> (caruru), <i>Chenopodium album</i> (ançarinh-branca)	Exsudatos radiculares reduzem o crescimento e aumentam a atividade enzimática da catalase e peroxidase
<i>Medicago sativa</i> (alfafa)	<i>Triticum</i> spp. (trigo)	Extratos aquoso e alcóolico reduzem a germinação e crescimento das plântulas
<i>Medicago sativa</i> (alfafa)	<i>Cucumis sativus</i> (pepino)	Resíduos da planta inibem germinação e crescimento das plântulas
<i>Trifolium alexandrinum</i> (trevo)	<i>Allium cepa</i> (cebola), <i>Daucus carota</i> (cenoura), <i>Lycopersicon esculentum</i> (tomate)	Compostos voláteis originários do resíduo das plantas, reduzem a germinação e o crescimento das plantas
<i>Coffea arabica</i> (café)	<i>Lactuca sativa</i> (alface), <i>Lolium multiflorum</i> (azevém)	Extratos aquosos de folhas secas e raízes reduzem a germinação e o crescimento da radícula
<i>Sorghum bicolor</i> (sorgo)	<i>Triticum aestivum</i> (trigo)	Resíduo da cultura de sorgo no campo, reduz de 10 a 31% a germinação
<i>Triticum aestivum</i> (trigo)	<i>Gossypium hirsutum</i> (algodão)	Resíduo da cultura reduz a germinação e a matéria seca das plantas

Referências

- Almeida, F.S., A alelopatia e as plantas. Circular 53, Instituto Agronômico do Paraná, Londrina, PR, 1988. 60 p.
- Almeida, F.S., Alelopatia: a defesa das plantas. *Ciência Hoje*, 11:38-45, 1990.
- Almeida, F.S. & Rodrigues, B.N., Plantio direto. In: Almeida, F.S. & Rodrigues, B.N., (Eds.). *Guia de Herbicidas: contribuição para o uso adequado em plantio direto e convencional*. Londrina, PR: Instituto Agronômico do Paraná, 1985. p. 341-399.
- Altieri, A.M. & Liebman, M., *Weed management in agroecosystems: ecological approaches*. Boca Raton, EUA: CRC Press, 1988. 354 p.
- Bates, G.W. & Goldsmith, M.H.M., Rapid response of the plasma-membrane potential in oat coleoptiles to auxin and other weak acids. *Planta*, 159:231-237, 1983.
- Bhowmik, P.C. & Doll, J.D., Corn and soybean response to allelopathic effects of weed and crop residues. *Agron J*, 74:4-6, 1982.
- Blum, U.; Dalton, B.R. & Shann, J.R., Effects of ferulic and *p*-coumaric acids in nutrient culture of cucumber leaf expansion as influenced by pH. *J Chem Ecol*, 15:1567-1582, 1985.
- Blum, U. & Rebeck, J., Inhibition and recovery of cucumber roots given multiple treatments of ferulic acid in nutrient culture. *J Chem Ecol*, 15:917-928, 1989.
- Blum, U.; Wentworth, T.R.; Klein, K.; Worsham, A.D.; King, L.D.; Gerig, T.M. & Lyu, S.W., Phenolic acid content in soil from wheat- no till, wheat-conventional till, and fallow-conventional till soybean cropping systems. *J Chem Ecol*, 17:1045-1067, 1991.
- Cecchi, A.M.; Koskinen, W.C.; Cheng, H.H. & Haider, K., Sorption-desorption of phenolic acids as affected by soil properties. *Biol Fertil Soils*, 39:235-242, 2004.
- Chou, C.H. & Kuo, Y.L., Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan III: Allelopathic exclusion of understory by *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. *J Chem Ecol*, 12:1431-1448, 1986.
- Chou, C.H. & Waller, G.R., Phytochemical Ecology: allelochemicals, mycotoxins and insect pheromones and allomones. Monograph Series, Institute of Botany, Academia Sinica, Taipei, Taiwan, 1989. 504 p.
- Colton, C.E. & Einhellig, F.A., Allelopathic mechanisms of velvetleaf (*Abutilon theophrastic* Medic., Malvaceae) on soybean. *Am J Bot*, 67:1407-1413, 1980.
- Corcoran, M.R.; Geissman, T.A. & Phinny, B.O., Tannins as gibberellin antagonists. *Plant Physiol*, 49:323-330, 1972.

- Dalton, B.R.; Blum, U. & Weed, S.B., Allelopathic substances in ecosystems: effectiveness of sterile soil components in altering recovery of ferulic acid. *J Chem Ecol*, 9:1185–1201, 1983.
- Dalton, B.R.; Weed, S.B. & Blum, U., Plant phenolic acids in soils: a comparison of extraction procedures. *Soil Sci Soc Am J*, 51:1515–1521, 1987.
- Del Moral, R., On the variability of chlorogenic acid concentration. *Oecologia*, 9:289–300, 1972.
- Dey, P.M. & Harbone, J.B., *Methods in Plant Biochemistry*. London, UK: Academic Press, 1990. 657 p.
- Duke, S.O.; Paul Jr., R.N. & Lee, S.M., Terpenoids from the genus *Artemisia* as potential pesticides. In: Cutler, H.G., (Ed.). *Biologically Active Natural Products: potential use in agriculture*. Washington, EUA: American Chemical Society, 1988. p. 318–334.
- Einhellig, F.A., Mechanisms and modes of action of allelochemicals. In: Putnam, A.R. & Tang, C.S., (Eds.). *The Science of Allelopathy*. New York, EUA: John Wiley & Sons, 1986. p. 171–188.
- Einhellig, F.A., Allelopathy: current status and future goals. In: Inderjit, ; Dakshini, K.M.M. & Einhellig, F.A., (Eds.). *Allelopathy: Organisms, Processes, and Application*. Washington, EUA: American Chemical Society, 1995. p. 1–24.
- Einhellig, F.A., Interaction involving allelopathy in cropping systems. *Agron J*, 88:886–893, 1996.
- Einhellig, F.A. & Eckrich, P., Interactions of temperature and ferulic acid stress on grain sorghum and soybeans. *J Chem Ecol*, 10:161–170, 1984.
- Einhellig, F.A. & Leather, G.R., Potentials for exploiting allelopathy to enhance crop production. *J Chem Ecol*, 14:1829–1844, 1988.
- Feuch, W. & Schmid, P.P.S., Effect of ortho-dihydroxyphenols on growth and protein pattern of callus cultures from *Prunus avium*. *Physiol Plant*, 50:309–313, 1980.
- Fisher, N.H.; Williamson, G.B.; Weidenhamer, J.D. & Richardson, D.R., In search of allelopathy in the Florida Scrub. The role of terpenoids. *J Chem Ecol*, 20:1355–1380, 1994.
- Fuerst, E.P. & Putnam, A.R., Separating the competitive and allelopathic components of interference: theoretical principles. *J Chem Ecol*, 9:937–944, 1983.
- Gershenson, J., Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. *Rec Adv Phytochem*, 18:273–321, 1984.
- Glass, A.D.M., Influence of phenolic acids upon ion uptake. I: Inhibition of phosphate uptake. *Plant Physiol*, 51:1037–1041, 1973.

- Glass, A.D.M. & Dunlop, J., Influence of phenolic acids upon ion uptake. IV: Depolarization of membrane potentials. *Plant Physiol*, 54:855–858, 1974.
- Goellner, C.I., *Utilização dos Defensivos Agrícolas no Brasil: análise do seu impacto sobre o ambiente e a saúde humana*. 2a edição. Passo Fundo, RS: Artgraph Editora, 1993. 103 p.
- Gomide, M.B., *Potencialidades alelopáticas dos restos culturais de dois cultivares de cana-de-açúcar (Saccharum sp), no controle de algumas plantas daninhas*. Tese – Doutorado em Fitotecnia, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, 1993.
- Gonzalez, V.M.; Kazimir, J.; Nimbai, C.I.; Weston, L.A. & Cheinae, G.M., Inhibition of a photosystem ii electron transfer reaction by the natural product sorgoleone. *J Agric Food Chem*, 45:1415–1421, 1997.
- Harper, J.R. & Balke, N.E., Characterization of the inhibition of K⁺ absorption in oat roots by salicylic acid. *Plant Physiol*, 68:1349–1355, 1981.
- Hatzios, K.K., Biotechnology applications in weed management: now and in the future. *Adv Agron*, 41:325–375, 1987.
- Inderjit, , Plant phenolics in allelopathy. *Bot Rev*, 62:186–202, 1996.
- Inderjit, & Dakshini, K.M.M., On laboratory bioassays in allelopathy. *Bot Rev*, 61:28–44, 1995.
- Jain, A. & Srivastava, H.S., Effect of salicylic acid on nitrate reductase activity in maize seedlings. *Physiol Plant*, 51:339–342, 1981.
- Jalal, M.A.F. & Read, D.J., The organic acid decomposition of Calluna heathland soil with special reference to phyto- and fungitoxicity. II. Monthly quantitative determination of the organic acid content of Calluna and spruce-dominated soil. *Plant Soil*, 70:273–286, 1983.
- Jessop, R.S. & Stewart, L.W., Effects of crop residues, soil type and temperature on emergence and early growth of wheat. *Plant Soil*, 74:101–109, 1983.
- Jiménez, J.J.; Schultz, K.; Anaya, A.L.; Hernández, J. & Espejo, O., Allelopathy potential of corn pollen. *J Chem Ecol*, 9:1011–1025, 1983.
- Kanchan, S.D. & Jayachandran, K.S., Allelopathic effects of *Parthenium hysterophorus* L. I. Exudation of inhibitors through roots. *Plant Soil*, 53:27–35, 1979.
- Kasperbauer, M.J.; Tso, T.C. & Sorokin, T.P., Effects of end-of-day red and far-red radiation on free sugars, organic acids and aminoacids of tobacco. *Phytochem*, 9:2091–2095, 1970.
- Klein, K. & Blum, U., Effects of soil nitrogen level on ferulic acid inhibition of cucumber leaf expansion. *J Chem Ecol*, 16:1371–1383, 1990.

- Kohli, R.K.; Batish, D. & Singh, H.P., Allelopathy and its implications in agroecosystems. *J Crop Prod*, 1:169–201, 1998.
- Leather, G.R. & Einhellig, F.A., Bioassays in the study of allelopathy. In: Putnan, A.R. & Tang, C.S., (Eds.). *The Science of Allelopathy*. New York, EUA: John Wiley & Sons, 1986. p. 133–145.
- Lee, T.T.; Starratt, A.N. & Jevnikar, J.J., Regulation of enzymic oxidation of indole-3-acetic acid by phenols: structure-activity relationship. *Phytochem*, 21:517–523, 1982.
- Lodhi, M.A.K.; Bilal, R. & Malik, K.A., Allelopathy in agroecosystems: wheat phytotoxicity and its possible roles in crop rotation. *J Chem Ecol*, 13:1881–1891, 1987.
- Lovett, J.V., Allelopathic and self-defence in plants. *Aust Weeds*, 2:33–36, 1982.
- Lyu, S.W. & Blum, U., Effect of ferulic acid, an allelopathic compound, on net P, K, and water uptake in cucumber seedling in a split-root system. *J Chem Ecol*, 16:2429–2439, 1990.
- Martin, V.L.; McCoy, E.L. & Dick, W.A., Allelopathy of crop residues influences corn seed germination and early growth. *Agron, J*, 82:555–560, 1990.
- Medeiros, A.R.M., *Determinação de potencialidades aleopáticas em agroecossistemas*. Tese – Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, 1989.
- Miller, D.A., Allelopathy in forage crop systems. *Agron J*, 88:854–859, 1996.
- Muller, C.H., The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *B Torrey Bot Club*, 93:332–351, 1966.
- Muller, C.H., Allelopathy as a factor in ecological processes. *Vegetatio*, 18:348–357, 1969.
- Muller, W.H., Volatile materials produced by *Salvia leucophylla*: effects on seedling growth and soil bacteria. *Bot Gaz*, 126:195, 1965.
- Okamura, Y., Consecutive adsorption of salicylic acid and its structural analogues on allophanic clay. *Clay Sci*, 7:325–335, 1990.
- Oleszek, W. & Jurzysta, M., The allelopathic potential of alfalfa root medicagenic acid glycosides and their fate in soil environments. *Plant Soil*, 98:67–80, 1987.
- Patrick, Z.A., Phytotoxic substance associated with the decomposition in soil of plant residues. *Soil Sci*, 111:13–18, 1971.
- Prates, H.T.; Pereira Filho, I.A.; Paes, J.M.V.; Pires, N.M. & Magalhães, P.C., Efeito da parte aérea da leucena (*Leucaena leucocephala* (Lam) De Wit) sobre o desenvolvimento das plantas daninhas e do milho.

- Pesquisa em Andamento, EMBRAPA-CNPMS, Sete Lagoas, 1999a. 2 p.
- Prates, H.T.; Pires, N.M.; Filho, I.A.P. & Farias, T.C.L., Effect of leucaena (*Leucaena leucocephala* (Lam) De Wit) over the weed population on maize (*Zea mays* L.) crop. In: Abstracts of International Conference on Biodiversity. Belo Horizonte, MG: International Union of Pure and Applied Chemistry (IUPAC), p. 216. 1999b.
- Putnam, A.R., Weed allelopathy. In: Duke, S.O., (Ed.). *Weed Physiology*. Boca Raton, EUA: CRC Press, 1987. p. 131-155.
- Putnam, A.R., Allelochemicals from plants as herbicides. *Weed Technol*, 2:510-518, 1988.
- Putnam, A.R. & DeFrank, J., Use of phytotoxic plant residues for selective weed control. *Crop Protection*, 2:173-181, 1983.
- Putnam, A.R. & Duke, W.B., Biological suppression of weeds. evidence for allelopathy in accessions of cucumber. *Science*, 185:370-372, 1974.
- Putnam, A.R. & Duke, W.B., Allelopathy in agroecosystems. *Ann Rev Phytopathol*, 16:431-451, 1978.
- Qasem, J.R. & Abu-Irmaileh, B.E., Allelopathic effect of *Salvia syriaca* L. (Syrian sage) in wheat. *Weed Res*, 25:47-52, 1985.
- Rice, E.L., *Allelopathy*. 2a edição. New York, EUA: Academic Press, 1984. 422 p.
- Rodrigues, L.R.A.; Rodrigues, T.J.D. & Reis, R.A., Alelopatia em Plantas Forrageiras. Boletim, UNESP/FUNEP, Jaboticabal, SP, 1992. 18 p.
- Santelmann, P.W., Herbicide bioassay. In: Truelove, B., (Ed.). *Research Methods in Weed Science*. Las Cruces, EUA: Southern Weed Science Society, 2a edição, 1977. p. 79-87.
- Schumacher, W.J.; Thill, D.C. & Lee, G.A., Allelopathic potential of wild oat (*Avena fatua*) on spring wheat (*Triticum aestivum*) growth. *J Chem Ecol*, 9:1235-1245, 1983.
- Seigler, D.S., Chemistry and mechanisms of allelopathic interaction. *Agron J*, 88:876-885, 1996.
- Shilling, D.G. & Yoshikawa, F.A., A rapid seedling bioassay for study of allelopathy. In: Waller, G.R., (Ed.). *Allelochemicals: Role in Agriculture and Forestry*. Washington, EUA: American Chemical Society, 1987. p. 334-342.
- Siqueira, J.O.; Nair, M.G.; Hammerschmidt, R.; Safir, G.R. & Putnam, A.R., Significance of phenolic compounds in plant-soil-microbial systems. *Crit Rev Pl Sci*, 10:63-121, 1991.
- Srivastava, P.C.; Totey, N.G. & Prakash, O., Effect of straw extract on water absorption and germination of wheat (*Triticum aestivum* L. variety RR-21) seeds. *Plant Soil*, 91:143-145, 1986.

- Steinsiek, J.W.; Oliver, L.R. & Collins, F.C., Allelopathic potential of wheat (*Triticum aestivum*) straw on selected weed species. *Weed Sci*, 30:495-497, 1982.
- Stenlid, G., Flavonoids as inhibitors of formation of adenosine triphosphate in plant mitochondria. *Phytochem*, 9:2251-2256, 1970.
- Streibig, J.C., Herbicide bioassay. *Weed Res*, 28:479-484, 1988.
- Swain, T., Secondary compounds as protective agents. *Rev Plant Physiol*, 28:479-501, 1977.
- Szczepanski, A.J., Allelopathy as a means of biological control of water weeds. *Aquatic Bot*, 3:193-197, 1977.
- Tang, C.S. & Young, C.C., Collection and identification of allelopathic compounds from the undisturbed root system of bigalga limpogross (*Hemarthria altissima*). *Plant Physiol*, 69:155-160, 1982.
- Timmermann, B.N.; Steelink, C. & Loewus, F.A., *Phytochemical Adaptations to Stress*. v. 18 de *Recent Advances in Phytochemistry*. New York, EUA: Springer, 1984. 334 p.
- Turco, R.F.; Bischoff, M.; Breakwell, D.P. & Griffith, D.R., Contribution of soil-borne bacteria to the rotation effect of corn. *Plant Soil*, 122:115-120, 1990.
- Van Sumere, C.F.; Cottenie, J.; DeGreef, J. & Kint, J., Biochemical studies in relation to the possible germination regulatory role of naturally occurring coumarin and phenolics. *Recent Adv Phytochem*, 4:165-170, 971.
- Vidal, R.A.; Almeida, F.S. & Mizokami, M.M., Efeito alelopático de extratos de capim-marmelada (*Brachiaria plantaginea*) no crescimento inicial de algumas culturas. In: Resumos do 16º Congresso Brasileiro de Herbicidas e Plantas Daninhas. Campinas, SP: Sociedade Brasileira de Herbicidas e Ervas Daninhas, p. 6. 1986.
- Waller, G.R., *Allelochemicals: role in agriculture and forestry*. v. 330. American Chemical Society, 1987.
- Whitehead, D.C.; Dibb, H. & Hartley, R.D., Extractant pH and the release of phenolic compounds from soil, plant roots, and leaf litter. *Soil Biol Biochem*, 13:343-348, 1981.
- Whittaker, R.H., The biochemical ecology of higher plants. In: Sondeheimer, E. & Simeone, J.B., (Eds.). *Chemical Ecology*. New York, EUA: Academic Press, 1970. p. 43-70.
- Whittaker, R.H. & Feeny, P.P., Allelochemicals: chemical interactions among plants. *Science*, 171:757-770, 1971.
- Williamson, G.B., Allelopathy, Koch's postulates and the neck riddle. In: Grace, J.B. & Tilman, D., (Eds.). *Perspectives on Plant Competition*. New York, EUA: Academic Press, 1990. p. 143-162.

- Yakle, G.A. & Cruse, R.M., Effects of fresh and decomposing corn plant residue extracts on corn seedling development. *Soil Sci Soc Am J*, 48:1143-1146, 1984.
- Yu, J.Q. & Matsui, Y., Effects of root exudates of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals on ion uptake by cucumber seedlings. *J Chem Ecol*, 23:817-827, 1997.

