

ALELOPATIA: UMA ÁREA EMERGENTE DA ECOFISIOLOGIA¹

ALFREDO GUI FERREIRA² E MARIA ESTEFÂNIA ALVES AQUILA³

²Departamento de Botânica, Universidade de Brasília e ³Laboratório de Fisiologia Vegetal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul

RESUMO - Alelopatia foi definida e a ação de aleloquímicos examinada em sistemas agroecológicos, florestais e de vegetação nativa, terrestre ou aquática. Parâmetros fisiológicos de avaliação da alelopatia na germinação de sementes e no crescimento de plântulas foram discutidos. Compostos secundários e suas ações, bem como suas interações com o solo e microorganismos, foram analisados. A relação entre C:N, e também do P foram aludidos na complexidade da manifestação dos fenômenos alelopáticos. Distinção entre alelopatia, competição e interação foi discutida em conjunto com a formação de fitoalexinas que podem agir como aleloquímicos. A metodologia e os bioensaios mais usuais foram apresentados, bem como algumas das críticas comuns aos seus usos. Finalmente, o fenômeno alelopático foi relacionado com outros fenômenos que alteram ou influem sobre o crescimento de plantas.

TERMOS ADICIONAIS PARA INDEXAÇÃO: Agrossistema, alelopatia, aleloquímicos, horticultura, interação.

ALELLOPATHY: AN EMERGING TOPIC IN ECOPHYSIOLOGY

ABSTRACT - Allelopathy was defined and the action of allelochemicals examined in agriculture and forest systems as well as natural terrestrial or aquatic vegetation. Physiological parameters for evaluation of allelopathy on seed germination and seedling growth were discussed. The action of secondary compounds and their interactions with the soil-microorganism system were analyzed. The relationship between C:N, as well as phosphorus level, were discussed in the complexity of the allelopathic phenomenon. Distinction among allelopathy, competition and interaction were discussed as well as the phytoalexins which can act as allelochemicals. The methodology and the bioassays normally utilized were presented and criticized. Finally, allelopathy was related to other physiological phenomena which affect the growth of plants.

ADDITIONAL INDEX TERMS: Agrosystems, allelochemical, allelopathy, horticulture, interaction.

1. Palestra proferida no VII Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, Julho, 1999, Brasília, DF

2. Professor Titular - visitante na Universidade de Brasília, CPG – Botânica, Laboratório de Termobiologia L.Labouriau; Bolsista do CNPq; Endereço permanente: Departamento de Botânica – UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500 prédio 43423, Campus do Vale, Porto Alegre, RS, CEP. 91009-900

3. Professora Adjunta - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Laboratório de Fisiologia Vegetal; Bolsista da CAPES.

INTRODUÇÃO

O termo alelopatia foi cunhado por Molisch (1937) e significa do grego *allelon* = de um para outro, *pathós* = sofrer. O conceito descreve a influência de um indivíduo sobre o outro, seja prejudicando ou favorecendo o segundo, e sugere que o efeito é realizado por biomoléculas (denominadas aleloquímicos) produzidas por uma planta e lançadas no ambiente, seja na fase aquosa do solo ou substrato, seja por substâncias gasosas volatilizadas no ar que cerca as plantas terrestres (Rizvi *et al.*, 1992). Rice (1984) definiu alelopatia como: “qualquer efeito direto ou indireto danoso ou benéfico que uma planta (incluindo microrganismos) exerce sobre outra pela produção de compostos químicos liberados no ambiente”.

A atividade dos aleloquímicos tem sido usada como alternativa ao uso de herbicidas, inseticidas e nematicidas (defensivos agrícolas). A maioria destas substâncias provém do metabolismo secundário, porque na evolução das plantas representaram alguma vantagem contra a ação de microrganismos, vírus, insetos, e outros patógenos ou predadores, seja inibindo a ação destes ou estimulando o crescimento ou desenvolvimento das plantas (Waller, 1999).

Assim, a vegetação de uma determinada área pode ter um modelo de sucessão condicionado às plantas pré-existentes e às substâncias químicas que elas liberaram no meio. Da mesma forma, no manejo agrícola, florestal e na horticultura, a ocupação prévia da área pode ter significativa influência sobre os cultivos que estão sendo instalados.

ALELOPATIA NA AGRICULTURA, SILVICULTURA E HORTICULTURA

A prática de rotação de cultivos, em agricultura, é bastante difundida no Brasil. Assim

numa época do ano é plantada uma cultura, na seguinte outra(s), de maneira que haja um rodízio de culturas. Isto visa não esgotar de forma precoce uma área cultivando uma mesma espécie, porque os requerimentos nutritivos explorados do solo seriam os mesmos, cultivo a cultivo. A repetição dos mesmos cultivos também facilita a instalação e continuidade de fitopatógenos no solo. Por outro lado, este procedimento, muito recomendado, pode ter uma limitação proveniente da incorporação de restos da cultura anterior no solo, onde podem desempenhar uma função alelopática devido aos compostos químicos liberados. Dependendo da cultura na rotação, os efeitos podem ser bastante danosos, com diminuição acentuada do crescimento e produtividade.

Todas as plantas produzem metabólitos secundários, que variam em qualidade e quantidade de espécie para espécie, até mesmo na quantidade do metabólito de um local de ocorrência ou ciclo de cultivo para outro, pois muitos deles tem sua síntese desencadeada por eventuais vicissitudes a que as plantas estão expostas. A resistência ou tolerância aos metabólitos secundários que funcionam como aleloquímicos é mais ou menos específica, existindo espécies mais sensíveis que outras, como por exemplo *Lactuca sativa* (alface) e *Lycopersicon esculentum* (tomate), por isso mesmo muito usadas em biotestes de laboratório.

Cultura sazonal sobre outra

Há inúmeros registros da influência alelopática na rotação de culturas; dar-se-á destaque aqui para exemplos brasileiros, ainda que, muitas vezes, as plantas em instalação sejam exóticas a nossa flora.

A resteva (restos da cultura anterior) de trigo retardou o crescimento de plantas de algodão (Hicks *et al.*, 1989) ou de arroz na rotação (Tabela 1), embora não tenha reduzido a germinação

(Young *et al.*, 1989; Alsaadawi, 1999). Os extratos das folhas do trigo inibiram a germinação de suas próprias cariopses, além do desenvolvimento de suas plântulas (Kalburji, 1999). No Brasil, foi encontrado que resteva de trigo (*Triticum aestivum*), aveia preta (*Avena strigosa*) ou centeio (*Secale cereale*) não influenciou sobre a germinação de culturas de verão como milho, feijão e soja (Tabela 2), mas afetou o crescimento destas plantas (Rodrigues *et al.*, 1999). Igualmente, restos de plantas de soja ou azevém inibiram o desenvolvimento das raízes de milho em até 34%

(Martin *et al.*, 1990). Restos de palhada de arroz podem inibir o crescimento de aveia, trigo e lentilha (Narwal, 1999).

O sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) apresenta potente aleloquímico, a quinona sorgoleone (Tabela 3, Einhellig e Souza, 1992). Este inibe a germinação e crescimento de várias plantas, agindo como inibidor do sistema PSI da fotossíntese (Gonzalez *et al.*, 1998). É bastante persistente no solo com a resteva desta cultura (Weston *et al.*, 1999). Com o trigo, cultura de inverno, o efeito da resteva não foi tão dramático.

TABELA 1 - Efeitos de resíduos de trigo sobre o crescimento de arroz. Adaptado de Alsaadawi (1999).

Concentração do extrato (% v/v)	Massa seca (g)			
	Raiz	Parte aérea	Planta	% Inibição
Controle (água)	8,7	23,8	32,5	0
2	6,6	18,4	25,0	22
4	4,5	16,5	21,0	35

TABELA 2 -Influência dos extratos de trigo, aveia e cevada sobre o crescimento de feijão, milho e soja. Adaptado de Rodrigues *et al.* (1999).

Extrato de	Comprimento da parte aérea (%)			Comprimento da raiz (%)		
	Feijão	Milho	Soja	Feijão	Milho	Soja
Água destilada	100	100	100	100	100	100
Aveia	19	30	14	55	50	50
Centeio	21	30	18	32	50	29
Trigo	14	60	34	76	90	78

TABELA 3 - Efeito do sorgoleone sobre o crescimento de plantas de "ervas daninhas" em culturas hidropônicas. Adaptado de Nimbal et al. (1996).

Sorgoleone (mM)		<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Echinochloa crus-galli</i>	<i>Abutilon theophratus</i>	<i>Ipomea hederacea</i>
Massa seca da parte aérea					
0	0,11	0,33	0,13	0,27	
10	0,06	0,31	0,15	0,25	
100	0,04	0,27	0,08	0,25	
Massa seca das raízes					
0	0,20	0,17	0,06	0,07	
10	0,20	0,13	0,05	0,08	
100	0,20	0,08	0,04	0,09	

Plantas invasoras sobre culturas sazonais

A substituição da vegetação espontânea por uma cultura é bastante comum no Brasil, pois há o costume de pousio sobre áreas agrícolas em várias regiões do país. Nestas áreas já cultivadas e deixadas em pousio, instala-se uma flora espontânea, onde aparecem várias plantas que podem contribuir para que o fenômeno de alelopatia se manifeste. Há na literatura um grande número de exemplos de influência alelopática sobre plantas de culturas ou forrageiras, porém as invasoras de cada local e aquelas de países estrangeiros de outras latitudes não serão comentadas.

Foi encontrado que *Eragrostis plana* (capim-anoni), uma invasora de pastagens de azevém (*Lolium multiflorum* Lam), cornichão (*Lotus corniculatus* L.) e trevo-branco (*Trifolium repens* L.), tinha influência sobre a germinação e desenvolvimento destas forragens (Coelho, 1986), mostrando que sua agressividade como invasora, pelo menos em parte, era devido a substâncias alelopáticas.

Para verificar efeitos alelopáticos, os testes de germinação, em geral, são menos sensíveis do que aqueles que avaliam o

desenvolvimento das plântulas, como por exemplo massa ou comprimento da radícula ou parte aérea. Ainda assim, foi demonstrado que extratos da planta de cerrado *Calea cuneifolia* DC. (Coutinho e Hashimoto, 1971) e o extrato de *Wedelia paludosa* DC (mal-me-quer) (Barbosa, 1972) inibiam a germinação de tomate, enquanto extratos de ervilhaca (*Vicia sativa*) inibiam a germinação e o crescimento das raízes de alface (Medeiros e Lucchesi, 1993).

Castro *et al.* (1983) encontraram que extratos aquosos da parte subterrânea de *Cynodon dactylon* (L.) Pers. (grama-seda), *Cyperus rotundus* L. (tiririca) e *Sorghum halepense* (L.) Pers. (capim massambará) inibiram a germinação e o crescimento do tomateiro. Em arroz o efeito foi apenas sobre o desenvolvimento da plântula (Castro *et al.*, 1984). Os ensaios (Figura 1) com os extratos foram realizados em placa de petri forradas com algodão e papel, onde o potencial mátrico do substrato é desprezível. Em condições de solo, onde a força de adsorção das micelas do solo pode exercer papel importante, inclusive de seqüestro dos possíveis aleloquímicos, os efeitos podem ser bem diversos (Inderjit e Dakshini, 1999).

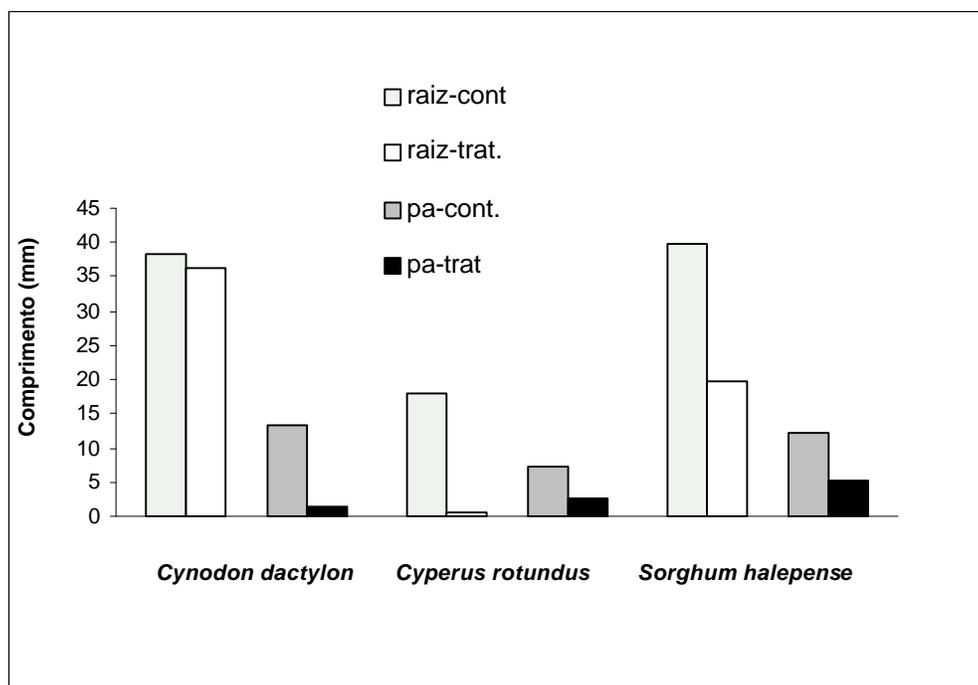


FIGURA 1- Comprimento da radícula e da parte aérea (pa) de plântulas de arroz, sete dias após a aplicação de extratos de três invasoras, *Cynodon dactylon*, *Cyperus rotundus* e *Sorghum halepense*. Cont = controle sem aplicação; trat = tratado com extratos de invasoras. Extraído de Castro *et al.* (1984).

Restos de plantas sobre culturas ou invasoras

Destacou-se o uso da área de cultura em sucessão. Porém, muitas vezes, o que há no local é a vegetação nativa, que é ceifada ou carpida, por vezes amontoada para compostagem. Este fato é especialmente significativo em viveiros ou áreas de horticultura, onde há preparo do substrato para vasos e canteiros, por aproveitamento de restos orgânicos, às vezes obtidos de acúmulo de folhas e outras partes da vegetação nativa.

Foi encontrado na Espanha que restos de *Quercus robur* L., *Pinus radiata* D. Don, *Eucalyptus globulus* Labill e *Acacia melanoxylon* R.Br. geravam inibição de crescimento e desenvolvimento de alface e o efeito alelopático era devido principalmente a compostos fenólicos (Souto *et al.*, 1994). Resultados semelhantes foram encontrados na África do Sul, quando foram

usados restos de *Pinus patula*, *Eucalyptus grandis* e *Acacia mearnsii*, neste caso contra a instalação de uma série de invasoras como *Conyza sumatrensis*, *Trifolium* spp. e *Echinochloa utilis* (Schumann *et al.*, 1995). No México restos de plantas de cultivos florestais (*Alnus firmifolia* e *Betula erecta*) e de plantas que vegetavam em valões de drenagem como *Juncus* sp., foram incorporados ao solo para aumentar a quantidade de matéria orgânica. Isto resultou em inibição aleloquímica ao milho e ao feijão, além do efeito contra as invasoras *Chenopodium murale*, *Tradescantia crassifolia*, *Melilotus indicus* e *Amaranthus hybridus* (Anaya *et al.*, 1987).

Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit é uma espécie utilizada em várias partes do mundo (Rizvi e Rizvi, 1992). Chou e Kuo (1986) observaram que nos florestamentos com esta espécie, poucas plantas invasoras cresciam. Extratos da planta foram fitotóxicos tanto para

espécies lenhosas quanto herbáceas. Em *L. leucocephala*, além de uma variada soma de fenóis, havia um aminoácido não protéico, a mimosina, que era altamente alelopática (Figura 2). Esta mesma substância foi detectado em *Mimosa bimucronata* (maricá), arbusto de porte alto muito comum no sul do Brasil, inclusive no entorno de Porto Alegre, zona usada para cultivo de hortaliças. Encontrou-se efeito alelopático nos extratos das folhas de maricá (Tabela 4) contra várias hortaliças (Ferreira *et al.*, 1992). Mais recentemente, encontrou-se que mimosina e seu derivado DHP (3-hidroxi-4-(1-H)-piridona) são potentes inibidores da germinação de *Arabidopsis thaliana* (Ferreira *et al.*, submetido). Como o genoma de *Arabidopsis* já está conhecido em boa parte, isto abre a possibilidade de selecionar mutantes resistentes ou hipersensíveis e compreender o mecanismo de ação da mimosina e do DHP.

A cobertura morta pode ser bastante eficiente contra a invasão de plantas daninhas (Tabela 5), conforme foi mostrado no Paraná (Rodrigues *et al.*, 1999). A incorporação de folhas

e raízes, em decomposição, de *Piper sp.* e *Olyra micrantha* (taquara) ao solo, inibiu o crescimento de plântulas de alface, mostrando claramente que a serrapilheira ou composto “mal curado” podem ter efeito alelopático (Borges *et al.*, 1994). Foi verificado que extratos aquosos obtidos durante o inverno da pteridofita *Gleichenia pectinata*, muito comum na borda de mata no sul do Brasil, retardaram a germinação de *Clidemia hirta*, embora em extratos obtidos no verão ou outono pudessem aumentar a germinabilidade final (Peres *et al.*, 1998).

Alelopátia em lenhosas

O fato da maioria das lenhosas serem perenes, estando portanto expostas às vicissitudes do ambiente por longos períodos, incluindo entre estes, o ataque de patógenos e predadores, favoreceu o desenvolvimento de metabólitos secundários que as protegessem contra a maioria desses ataques.

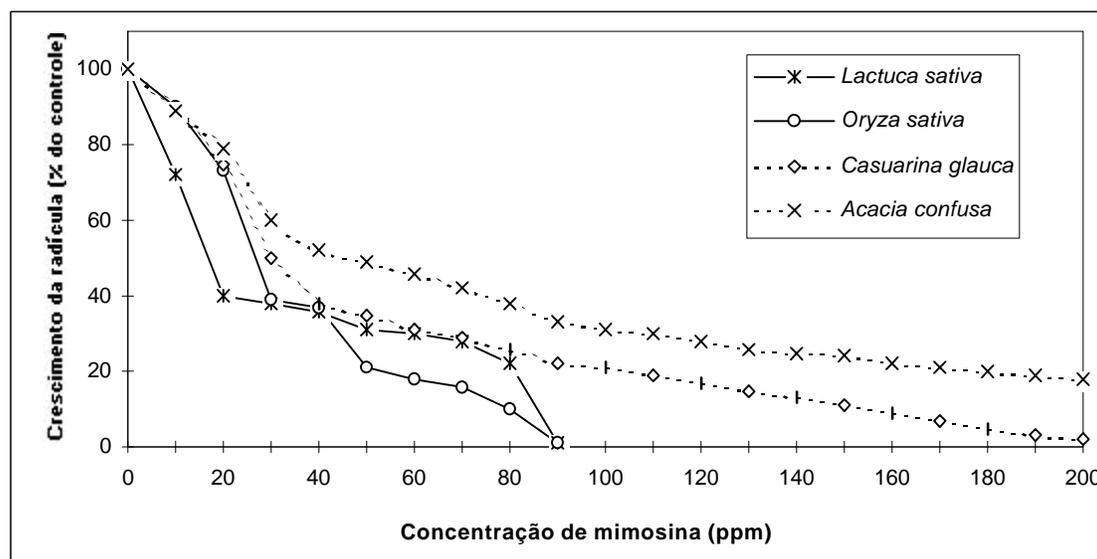


FIGURA 2 - Efeitos de soluções aquosas de mimosina em várias concentrações sobre o crescimento da radícula de quatro espécies. Adaptado de Chou e Kuo (1986).

TABELA 4 - Comprimento de radícula (mm) de várias culturas após 5 dias expostas a diferentes concentrações de extratos de *Mimosa bimucronata*. Adaptado de Ferreira *et al.* (1992).

Espécie	Concentração (p/v)			
	1/2	1/4	1/8	Controle
Alface	8,2	11,4	16,4	28,0
Arroz	14,0	18,4	28,1	42,7
Cenoura	11,0	17,3	22,2	38,3
Chicória	9,2	12,1	17,4	26,9
Couve	8,5	12,9	21,7	44,3
Pepino	11,0	20,7	31,5	67,7
Repolho	6,5	10,8	21,0	42,2
Tomate	12,0	25,1	33,1	82,0

TABELA 5 - Efeito da matéria morta sobre a infestação por invasoras. Adaptado de Rodrigues *et al.* (1999).

Invasoras	Cobertura anterior			
	Solo em pousio	Trigo	Centeio	Aveia preta
Cobertura (% do solo)	67	14	3	1
No. de plantas	83	13	6	5

Há na literatura um número enorme de exemplos, dos quais se tomará apenas alguns. O cafeeiro é uma típica planta com um grande arsenal químico, no qual a xantina cafeína é a principal substância. Muitas xantinas são poderosas inibidoras do crescimento e podem acumular-se no solo junto aos cafeeiros, sendo inclusive fitotóxicas a radículas de plantas jovens da própria espécie (Waller *et al.*, 1986). Estes mesmos autores demonstraram que a cafeína é importante fonte de nitrogênio, mobilizada pela semente do cafeeiro na germinação. Esta substância, como outras xantinas

associadas, são poderosos aleloquímicos naturais, que controlam o desenvolvimento de invasoras dos cafezais (Anaya *et al.*, 1982).

Compostos fenólicos e seus derivados, como o estilbeno e taninos presentes na casca de *Picea engelmannii* Parry, podem inibir o desenvolvimento de várias outras coníferas (Taylor e Shaw, 1983). Em plantios mistos de *Juglans nigra* e *Alnus glutinosa* foi encontrado que, após 8 anos, todas as plantas da segunda espécie morreram, começando pelos ramos pequenos, depois pelos galhos, tendo sido determinado a

causa morte como proveniente de aleloquímicos produzidos pela primeira espécie e que se acumulavam na serrapilheira (Rietveld *et al.*, 1983). Efeito semelhante foi encontrado quando da presença de *Kalmia angustifolia* L., um arbusto nativo na América do Norte, impedindo o estabelecimento de mudas de *Picea maritima* num programa de reflorestamento (Mallik, 1987; 1992).

O gênero *Eucalyptus*, introduzido da Austrália mas muito cultivado no Brasil, tem várias espécies consideradas alelopáticas, pelo menos em potencial. Na Tabela 6 apresenta-se fonte do

aleloquímico de várias espécies comumente cultivadas entre nós (Alves *et al.*, 1999).

Entre as plantas lenhosas há aspectos bastante importantes e que as distinguem das demais quanto à alelopatia:

1. Interação continuada, por vários anos, com a microflora do solo e suas interações alelopáticas;

2. Queda sazonal de folhas, se a espécie for caducifólia, ou continuada, mas em pequena escala, se a espécie for perenifólia, acrescentando matéria morta à serrapilheira;

TABELA 6 - Aleloquímicos liberados por *Eucalyptus* spp. Adaptado de Alves *et al.* (1999) e Willis (1999).

Espécie	Aleloquímico	Fonte de liberação
<i>E. baxteri</i>	ácidos gentísico, gálico, sináptico, caféico e elágico; glicosídeos; fenóis; terpenoides	lixiviado de folhas; serrapilheira; solo
<i>E. camaldulensis</i>	1.8 cineol; pireno; terpenos e fenóis; ácidos gálico, ferúlico, p-cumárico, clorogênico e caféico	voláteis; decomposição de partes da planta no solo; extratos
<i>E. citriodora</i>	óleos voláteis, cineol, limoneno	voláteis; decomposição de partes da planta no solo.
<i>E. globulus</i>	óleos voláteis; limoneno; cineol; ácidos clorogênico, ferúlico, p-cumárico, cafeico, gálico e elágico; taninos e monoterpenos	voláteis; lixiviados e decomposição de folhas
<i>E. microtheca</i>	alfa pireno, campfeno e cineol; ácidos clorogênico, ferúlico, p-cumárico e caféico	voláteis e lixiviados
<i>E. regnans</i>	terpenóides e fenóis	exsudados da raiz; solo
<i>E. teraticornis</i>	fenóis e terpenos	extratos
<i>E. viminalis</i>	ácidos gentísico, elágico, sináptico e caféico; agliconas fenólicas; glicosídeos e terpenóides	folhas, lixiviado e decomposição de partes da planta.

3. Tempo de decomposição de casca e outros elementos lenhosos muito mais longo que das folhas, frutos e/ou flores;

4. Quantidade considerável de lixiviado agregado ao solo devido à grande fitomassa da copa;

5. Tempo de decomposição de matéria morta maior, portanto, maior persistência dos possíveis aleloquímicos, em climas extratropicais, pelas baixas temperaturas, quando comparado com os ambientes tropicais;

6. Ocupação por epífitos, especialmente em ambientes hidrófilos e mesófilos, cuja instalação e sucesso sobre um forófito dependem muito das possíveis interações alelopáticas que se estabeleçam.

ALELOPATIA EM AMBIENTE TERRESTRE E AQUÁTICO

A utilização de fitomassa produzida por macrófitos aquáticos como material para compostagem ou trituração e incorporado diretamente no solo de cultivo é prática comum em alguns locais no Brasil. A atividade alelopática de muitas plantas tem sido apreendida como um substitutivo natural para o controle de invasoras (Rizvi *et al.*, 1992). No entanto, o uso de restos de plantas como herbicida deve ser cuidadoso (Szczepanski, 1977).

Foi encontrado que as folhas de aguapé (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.) tiveram efeito alelopático sobre invasora (El-Khatib, 1999). O próprio aguapé mostrou ser um poderoso algicida contra a alga verde *Chlamydomonas reinhardtii* (Huang *et al.*, 1999). Deve-se salientar que no meio aquático os aleloquímicos movimentam-se com muito maior velocidade do que no solo.

Também foi encontrado que *Pistia stratiotes* (repolho d'água) inibiu o crescimento de algas. Esta planta apresentava vários metabólitos

secundários com alguma atividade alelopática, capazes de mostrar sinergismo no meio aquoso ao potencializar o efeito alelopático (Greca *et al.*, 1999).

A presença de plantas aquáticas com potencial alelopático pode resultar em decréscimo do crescimento de cultivos como o de arroz do alagado. Apesar disto, para certos cultivares, foi encontrado que estes tinham efeito alelopático contra *Echinochloa crus-galli*, conhecida invasora deste cultivo (Olofsson *et al.*, 1999).

ALELOPATIA NA GERMINAÇÃO E CRESCIMENTO INICIAL

A germinação é menos sensível aos aleloquímicos que o crescimento da plântula. Porém, a quantificação experimental é muito mais simples, pois para cada semente o fenômeno é discreto, germina ou não germina. Nesse contexto, substâncias alelopáticas podem induzir o aparecimento de plântulas anormais, sendo a necrose da radícula um dos sintomas mais comuns. Assim, a avaliação da normalidade das plântulas é um instrumento valioso.

Quando os ensaios são realizados em placa de petri ou caixas tipo gerbox, a extensão da radícula, que deve ser no mínimo 50% do tamanho da semente (ou diásporo), é o critério usual para germinação. Usando rolo de papel ou solo, a visualização da radícula não é o critério utilizado para contabilizar a germinação. Para testes alelopáticos, recomenda-se o critério morfológico de germinação, ou seja, emergência da radícula, como primeira abordagem, devendo ser seguido por testes de germinação em solo ou areia. Justamente por ser mais fácil a tomada de dados, existe extensa literatura apontando efeitos alelopáticos sobre a germinação (Rice, 1984; Putnam e Tang, 1986). Abordar-se-á aqui apenas alguns problemas relevantes da germinação de sementes, como época do ano de coleta de material

com possível efeito alelopático e distribuição da curva germinativa.

Foi encontrado que extratos aquosos de folhas de *Mimosa bimucronata* (DC) OK. inibiam a germinação de algumas espécies de hortícolas, e que este efeito dependia da época do ano em que as folhas fossem coletadas (Tabela 7) e da espécie alvo (Jacobi e Ferreira, 1991).

Muitas vezes o efeito alelopático não é sobre a germinabilidade (percentual final de germinação no tempo, segundo Labouriau, 1983), mas sobre a velocidade de germinação ou outro parâmetro do processo, como pode ser visto na Figura 3 (Borghetti e Pessoa, 1997; Rodrigues *et al.*, 1999). O efeito alelopático pode provocar alterações na curva de distribuição da germinação, que passa de distribuição normal para uma curtose, nas situações mais simples (Figura 4a), até distribuições erráticas, alongando a curva através do eixo do tempo (Figura 4b) ou um padrão complexo de distribuição de germinação das sementes, devido ao ruído informacional (Labouriau e Agudo, 1987). Desta forma, o acompanhamento da germinação deve ser diário ou em tempos mais curtos que 24 horas.

Estas alterações no padrão de germinação podem resultar de efeitos sobre: a permeabilidade

de membranas; a transcrição e tradução do DNA; o funcionamento dos mensageiros secundários; a respiração, por seqüestro de oxigênio (fenóis); a conformação de enzimas e de receptores, ou ainda pela combinação destes fatores.

Os efeitos dos aleloquímicos sobre o crescimento da plântula, usando como substrato papel de filtro, são, em geral, muito mais drásticos, como se pode observar no caso das mesmas culturas acima mencionadas (Tabela 8).

A incorporação de frutos de *Ilex paraguariensis* (erveira ou erva-mate) ao solo (não apenas extratos) também produziu efeitos significativos em vários parâmetros de crescimento do milho, mesmo após 60 dias de incorporação do material no solo (Tabela 9).

Interessante observação foi realizada por Weidenhamer *et al.* (1987), que notaram uma redução no efeito alelopática quando um número maior de plântulas foi colocado na placa. O aumento do volume da substância alelopática nulificou este efeito, ou seja, o crescimento das radículas de *Cucumis sativus* foi proporcional ao fitotóxico disponível para cada semente. Portanto, deve-se cuidar da proporção entre o aleloquímico e o material biológico em teste.

TABELA 7 - Efeito de extratos aquosos de folhas de *Mimosa bimucronata* em duas concentrações sobre a germinação de 6 espécies hortícolas. Dados em percentual dos controles. Adaptado de Jacobi e Ferreira (1991).

Época do ano	Concentração g folhas/ml água	Cultura					
		Alface	Arroz	Cenoura	Chicória	Repolho	Tomate
primavera	01:08	100	100	94	102	96	104
	01:04	100	99	90	90	102	103
verão	01:08	91	99	93	85	100	82
	01:04	73*	100	69*	72*	93	46**
outono	01:08	79*	105	97	83	103	97
	01:04	61**	101	75*	62**	105	37**
inverno	01:08	91	103	95	105	105	81*
	01:04	67**	101	65**	75**	98	36**

Significativamente diferente do controle ao nível de 5% (*) ou 1% (**).

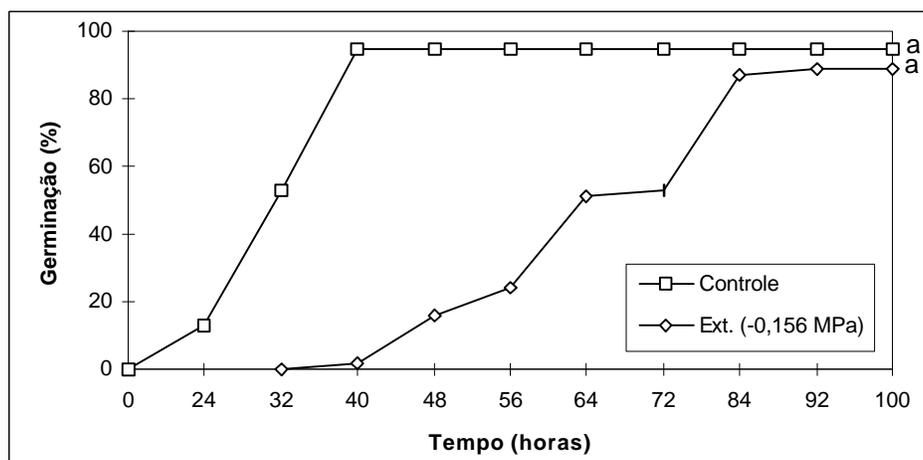


FIGURA 3 - Percentuais de germinação acumulada de sementes de *Mimosa bimucronata* no extrato (ext) das folhas desta espécie na concentração osmótica de -0,156 MPa. Observe-se que, após 90 horas, a germinabilidade é estatisticamente igual. Adaptado de Astarita *et al.* (1996).

TABELA 8 - Efeito de extratos aquosos de folhas de *Mimosa bimucronata* sobre o crescimento da radícula de 6 espécies hortícolas. Dados em mm, depois de 5 dias de exposição. Adaptado de Jacobi e Ferreira (1991).

Época do ano	Concentração g folhas/ml água	Cultura					
		Alface	Arroz	Cenoura	Chicória	Repolho	Tomate
Primavera	controle	28,0 a	42,6 a	38,3 a	26,9 a	42,2 a	82,0 a
	01:08	16,4 b	28,1 b	22,2 b	17,4 b	26,0 b	33,1 b
	01:04	11,4 c	18,4 c	17,3 c	12,1 c	10,8 c	25,1 c
Verão	controle	30,9 a	47,8 a	40,9 a	30,4 a	37,8 a	87,9 a
	01:08	12,5 b	20,7 b	18,2 b	15,0 b	11,6 b	27,0 b
	01:04	6,5 c	11,0 c	9,4 c	8,0 c	4,1 c	11,0 c
Outono	controle	27,7 a	45,9 a	38,8 a	29,9 a	36,7 a	87,1 a
	01:08	13,8 b	18,0 b	19,1 b	20,6 b	9,3 b	19,4 b
	01:04	5,1 c	9,0 c	8,2 c	6,6 c	3,6 c	15,9 c
Inverno	controle	29,9	48,8 a	30,1 a	29,7 a	35,6 a	83,9 a
	01:08	12,9 b	17,7 b	17,4 b	15,5 b	7,3 b	15,9 b
	01:04	3,2 c	8,7 c	6,7 c	7,9 c	3,4 c	8,7 c

Análise por época do ano e cultura. Letras iguais na coluna indicam diferenças não significativas pelo teste SNK.

TABELA 9 - Frutos maduros de *Ilex paraguariensis* incorporados ao solo, com semeadura de milho imediata ou 60 dias mais tarde. Dados obtidos depois de 30 dias de tratamento. Tratamentos: controle = sem frutos; 22 (22,5 g de frutos por vaso); 50 (50 g de frutos por vaso). Adaptado de Miró *et al.* (1998).

Parâmetros	Tratamentos					
	0 dias			60 dias		
	controle	22	50	controle	22	50
Altura da planta (cm)	27,5 a	23,7 b	16,5 c	31,2 a	22,1 b	19,3 c
Número de folhas	5,5 a	5,1 a	4,9 a	5,2 a	4,9 a	4,9 a
Massa seca parte aérea (mg)	260 a	180 b	120 c	97 a	63 b	56 b
Massa seca da raiz (mg)	210 a	180 b	90 c	60 a	60 a	40 a
Número raízes adventícias	9,1 a	7,6 a	7,4 a	6,1 a	5,1 b	3,9 c
Emergência	100 a	97 a	80 a	60 a	93 b	96,7 b

POTENCIAL OSMÓTICO

Nos estudos de alelopatia, o potencial osmótico é um aspecto pouco considerado e que pode mascarar o fenômeno alelopático. Os efeitos do potencial osmótico podem ser notados no comportamento germinativo pelo atraso na velocidade de germinação. Ilustra-se um caso usando-se NaCl (Figura 4a), embora este sal tenha a desvantagem de penetrar nas células, causando distúrbios que não são de natureza alelopática (Rodrigues *et al.*, 1999). Mas os efeitos osmóticos também podem ser verificados sobre o crescimento da plântula (Tabela 10), onde se pode observar que, além do efeito osmótico provocado pelo PEG 6000, que não penetra nas células, houve efeito alelopático do extrato de folhas de *Mimosa bimucronata* (Astarita *et al.*, 1996). O efeito osmótico provocou um crescimento relativo diferencial entre raiz/parte aérea. Quanto mais negativo o potencial, mais a planta alongou, relativamente, suas raízes em detrimento da parte aérea (Figura 5).

COMPOSTOS SECUNDÁRIOS COM EFEITO ALELOPÁTICO

Os recentes avanços na química de produtos naturais, por meio de métodos modernos de extração, isolamento, purificação e identificação, têm contribuído para um conhecimento mais acurado de inúmeros compostos secundários, que podem ser agrupados de diversas formas (Tabela 11). Muitos destes compostos são potencialmente aleloquímicos. Eles variam na planta em concentração, localização e composição, podendo ser excretados para o meio no solo ou no ar de forma ativa ou simplesmente lixiviados. O tempo de residência, a persistência e a transformação podem aumentar, diminuir ou fazer cessar o seu efeito alelopático, pela ação de microrganismos no solo. Inclusive, o próprio andamento diário do metabolismo primário, com formação de cadeias carbonadas que variam nas diferentes horas do dia, tem repercussões no metabolismo secundário (Figura 6).

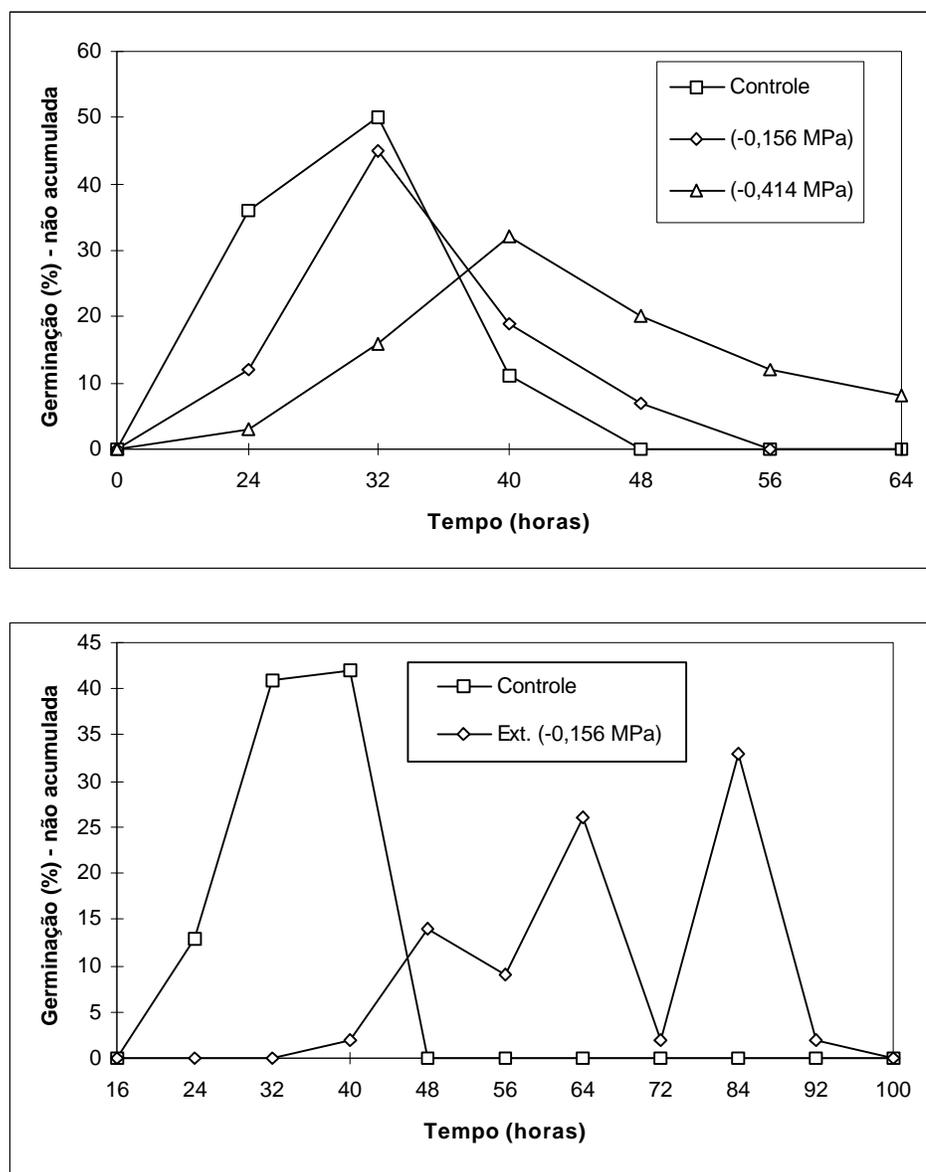


FIGURA 4 - Germinação, em percentuais não acumulados, de sementes de *Mimosa bimucronata*. a) Curtose é bem nítida em NaCl em concentração equivalente a -0,414 MPa. Adaptado de Rodrigues *et al.* (1999). b) Germinação no extrato (ext) das folhas desta espécie na concentração osmótica de -0,156 MPa. Observe-se que os dados do controle tem distribuição próximos da normal, enquanto no extrato, além do retardo no início da germinação, a curva de distribuição não se aproxima da normal.

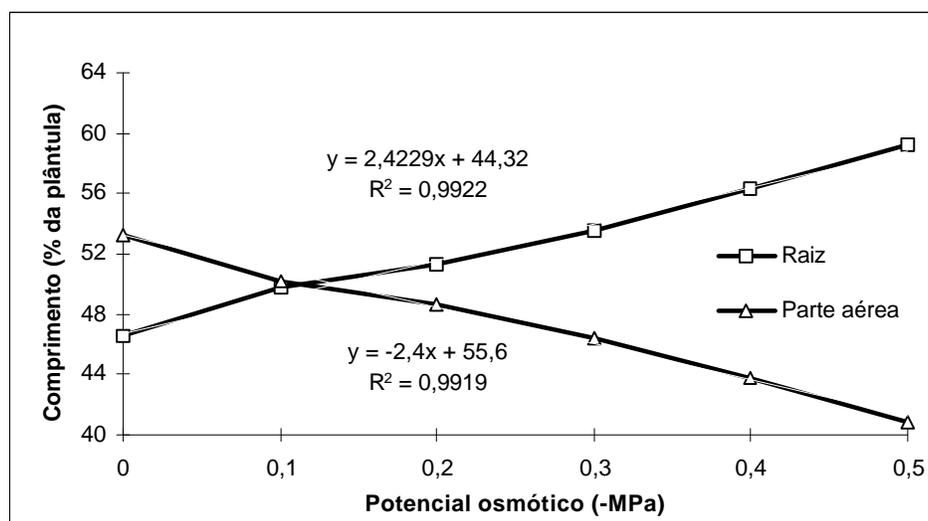


FIGURA 5 - Percentuais de alongamento de plântulas de *Mimosa bimucronata* em diferentes potenciais osmóticos provocados por PEG 6000, depois de 90 horas de tratamento. Adaptada de Astarita *et al.* (1996).

TABELA 10 - Efeito de extratos aquosos de folhas de *Mimosa bimucronata* ou de PEG 6000* o sobre o crescimento de plântulas desta espécie, após 96 horas de tratamento. Adaptado de Astarita *et al.* (1996).

Tratamento	Comprimento (cm)		
	Plântula	Radícula	Hipocótilo
Controle	6,56a	3,20a	3,29a
PEG (-0,158 MPa)	5,63b	2,84b	2,72b
Extrato 1:8 (p/v)	2,93c	1,13c	1,82c
PEG (-0,414 MPa)	5,71b	3,79d	1,90c
Extrato 1:4 (p/v)	2,34d	0,85c	1,39d

Nas colunas, valores com a mesma letra indicam diferenças não significativas (LSD de 5%).

* PEG 6000 - Poli-etileno glicol, que pode ter moléculas maiores ou menores. Os mais usuais são PEG 4000; 6000; 8000.

TABELA 11 - Principais grupos de compostos secundários listados em ordem alfabética. Adaptado de Waller *et al.* (1999).

Fitoalexinas
Flavonoides, isoflavonoides, chalconas, auronas e xantinas
Flavonas, flavonóis, e seus glicosídeos
Ligninas
Monoterpenos e monoterpênóides
Naftoquinonas, antroquinonas, estilbenos, fenantrenos
Poliacetilenos
Policetonas
Saponinas
Sesquiterpenos e sesquiterpenóides
Taninos
Triterpenos e triterpenóides
Vários outros tipos químicos

MECANISMO DE AÇÃO DOS ALELOQUÍMICOS

O efeito visível dos aleloquímicos sobre as plantas é somente uma sinalização secundária de mudanças anteriores. Assim, os estudos sobre o efeito de aleloquímicos sobre a germinação e/ou desenvolvimento da planta são manifestações secundárias de efeitos ocorridos a nível molecular e celular inicialmente. Ainda há relativamente poucas informações sobre estes mecanismos.

O modo de ação dos aleloquímicos pode ser grosseiramente dividido em ação direta e indireta. Nestas últimas pode-se incluir alterações nas propriedades do solo, de suas condições nutricionais e das alterações de populações e/ou atividade dos microorganismos. O modo de ação direto ocorre quando o aleloquímico liga-se às membranas da

planta receptora ou penetra nas células, interferindo diretamente no seu metabolismo.

De acordo com Rizvi e Rizvi (1992) os aleloquímicos podem afetar: 1- estruturas citológicas e ultra-estruturais; 2- hormônios, tanto alterando suas concentrações quanto o balanço entre os diferentes hormônios; 3- membranas e sua permeabilidade; 4- absorção de minerais; 5- movimento dos estômatos, síntese de pigmentos e fotossíntese; 6- respiração; 7- síntese de proteínas; 8- atividade enzimática; 9- relações hídricas e condução; 10- material genético, induzindo alterações no DNA e RNA.

As alterações do aleloquímico podem ser pontuais, mas, como o metabolismo consiste numa série de reações com vários controles do tipo “feedback”, rotas inteiras podem ser alteradas, mudando processos.

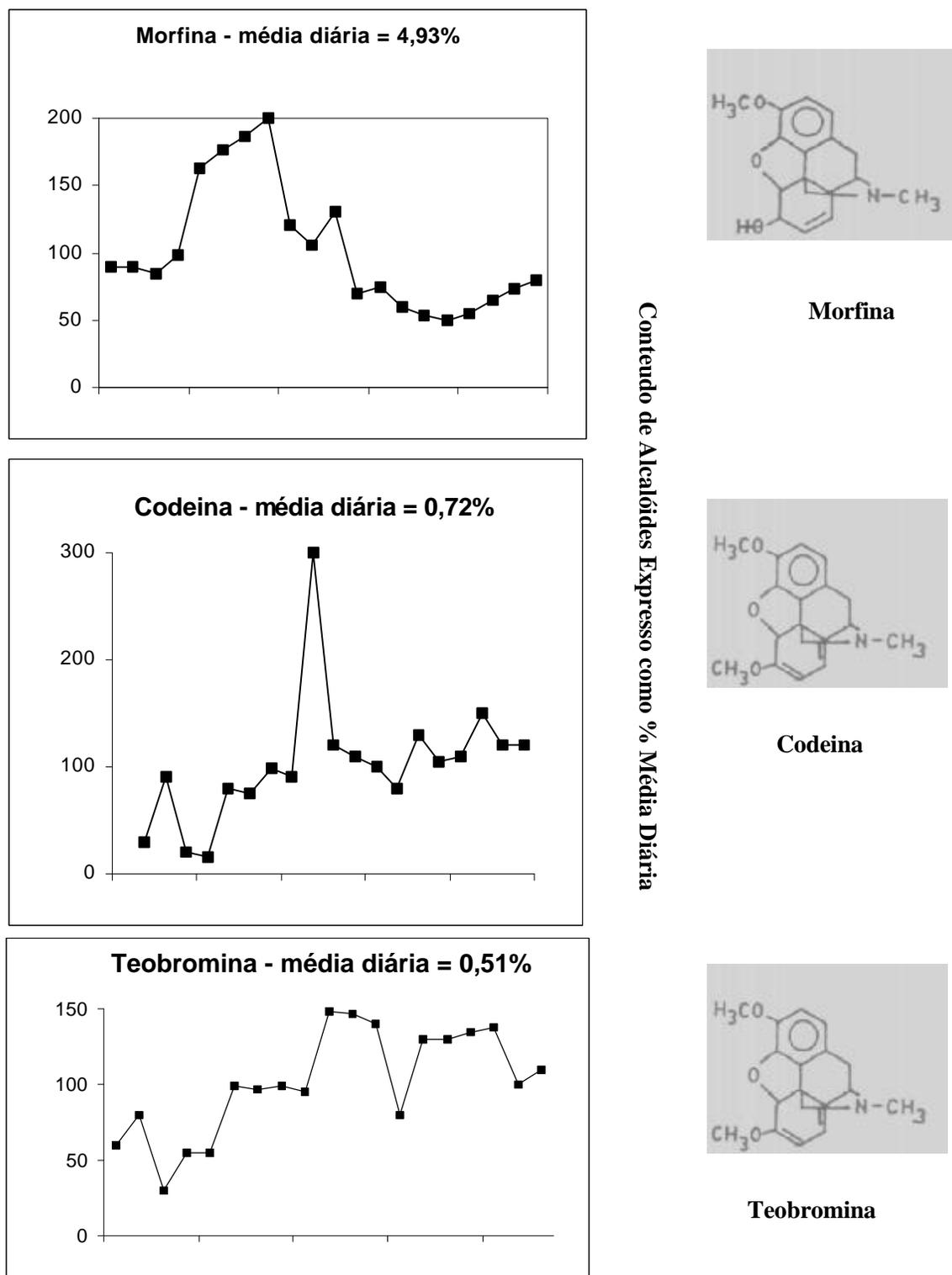


FIGURA 6 - Mudanças diárias no conteúdo de alcalóides na planta de *Papaver somniferum*. Adaptado de Waller *et al.* (1999).

À parte dos fatores que afetam a produção de aleloquímicos e sua liberação no ambiente, outros aspectos importantes da alelopatia incluem sua absorção, translocação no organismo receptor, enfim, sua efetividade como aleloquímico; uma vez esclarecidos, trarão importante contribuição para a compreensão deste fenômeno. Dos milhares de compostos naturais identificados a cada ano, que ocorrem nas plantas, nos microorganismos e no solo, poucos tem sido estudados para seu uso potencial. A complexidade bioquímica e de comportamento fisiológico entre espécies ainda é pouco compreendida (Waller *et al.*, 1999). A colaboração entre cientistas bem treinados em áreas como espectrometria de massa e ressonância magnética, capazes de identificar substâncias em misturas de compostos, poderia ajudar em muito os pesquisadores interessados em alelopatia.

NITROGÊNIO E OUTROS ELEMENTOS - INTERAÇÃO COM O SOLO

As plantas terrestres estão fixadas ao solo de onde retiram, além de água, a maior parte dos nutrientes minerais. Para estas plantas, os aleloquímicos provêm de restos de plantas vizinhas (advindos de folhas, flores, frutos e pólen que formam a serrapilheira) e de compostos lixiviados pela ação da chuva sobre as copas e troncos. Podem vir também dos exsudados das raízes. Os aleloquímicos são transformados pela ação dos microorganismos e por vários organismos que vivem no estrato superior do solo (minhocas, insetos, fungos, etc.). Na serrapilheira em degradação e na camada superficial do solo logo abaixo dela, onde convivem comunidades multivariadas, há por parte dos microorganismos uma grande demanda de N. A relação entre o C de matéria carbonada e nitrogênio é aproximadamente C:N 30:1 (Reinhardt *et al.*, 1999). Isto pode levar a uma deficiência temporária de N disponível para as

plantas devido à alta atividade e quantidade de microorganismos que utilizam este elemento para seu próprio metabolismo, formando uma cadeia de eventos que pode ser resumida da seguinte maneira: moléculas orgânicas → alta atividade de microorganismos → privação temporária de nitrogênio → crescimento limitado das plantas (Dakshini *et al.*, 1999). Isto não é efeito alelopático. De outra parte, os aleloquímicos podem influir sobre a atividade destes decompositores, especialmente sobre bactérias dos gêneros *Nitrosomonas*, que oxidam amônia a nitrito, e *Nitrobacter*, que oxidam nitrito a nitrato (Rice, 1984). Há evidências que a baixa concentração de nitratos em áreas clímax é, muitas vezes, devido à inibição alelopática da nitrificação (Rice, 1992).

Finalmente, deve-se mencionar que metabólitos secundários inertes sob o ponto de vista alelopático podem ser ativados pela ação dos decompositores, tornando-os ativos (Waller *et al.*, 1999).

Compostos fenólicos inibiram o crescimento de fixadores de nitrogênio dos gêneros *Azotobacter* sp., *Enterobacter* sp. e *Clostridium* sp. (Rice, 1992). Estes compostos também influenciam no acúmulo e disponibilidade de fosfato, uma vez que eles competem pelos sítios de absorção nas micelas das argilas (Dakshini *et al.*, 1999). A textura e composição do solo, como decorrência do acima exposto, têm influência no efeito alelopático. Em solos arenosos, há menor adsorção que nos solos coloidais, e, neste caso, os aleloquímicos liberados seriam mais efetivos, por ficarem livres, na fase aquosa do solo (Inderjit e Dakshini, 1995).

INTERFERÊNCIA, COMPETIÇÃO E ALELOPATIA

O termo interferência deve ser usado como o efeito de uma planta sobre a outra, incluindo alelopatia e competição (Muller, 1969).

O efeito alelopático dependeria da liberação pela planta de um composto químico no ambiente, enquanto que competição envolveria remoção ou redução de um fator ambiental tal como água, minerais, luz, etc. (Rice, 1974). Pela complexidade dos fenômenos alelopáticos, com múltiplas variáveis possíveis, há autores que afirmam que a separação não seria natural (Inderjit e Del Moral, 1997). Assim, competição e alelopatia poderiam operar simultaneamente ou em seqüência na natureza e seria quase impossível, em alguns casos, separá-las (Dakshini *et al.*, 1999).

Foi observado que, para uma certa quantidade de aleloquímico, o aumento da densidade de plantas diminuía o efeito alelopático, embora tenha aumentado o efeito de competição. Isto porque, cada planta dividiu com suas companheiras os efeitos fitotóxicos, de forma que houve atenuação dos efeitos (Weidenhamer *et al.*, 1989). Este é um exemplo claro que alelopatia e competição são fenômenos distintos na natureza, embora possam estar bastante inter-relacionados.

FITOALEXINAS E OUTRAS REAÇÕES

Fitoalexinas são definidas como substâncias produzidas pelas plantas em resposta à invasão ou ao contato de microrganismos, em geral patogênicos. As fitoalexinas podem ser flavonas, flavonóis e isoflavonóis que inibem o crescimento de várias espécies de *Phytophthora* (Berhow e Vaughn, 1999), sendo que estes mesmos grupos de substâncias inibiram a germinação e o crescimento da radícula de várias angiospermas (Paszowski e Kremer, 1988). As cumarinas e lactonas podem ter sua síntese aumentada pelo contato de plantas com fungos patogênicos, mas, ao mesmo tempo, estas substâncias podem ser liberadas no meio e agir como aleloquímicos (Jorin e Prats, 1999).

Alterações ambientais que provoquem estresse podem desencadear alterações nos níveis de produção de aleloquímicos (Hall *et al.*, 1982; Inderjit, 1996), e pelas mesmas razões a produção de fitoalexinas pode ser desencadeada (Zobel e Lynch, 1999). Elicidores, componentes da constituição da parede do fitopatógeno, desencadearam a síntese de alexinas, mas também provocaram a síntese de compostos fenólicos, uma vez que sua ação tem pouca especificidade (Hoagland, 1999). Há várias classes de substâncias que funcionam como fitoalexinas e podem ser excretadas no meio (Grayer e Harborne, 1994). Certas hidroquinonas são excretadas no meio como conjugados, não ativas como aleloquímicos, mas uma das primeiras ações dos decompositores é romper o conjugado, permitindo então que se desencadeie o processo alelopático (Hogan e Manners, 1991).

Assim, pode-se observar que os processos de alelopatia podem ser extremamente complexos e por isso mesmo difíceis de estudar *in situ*.

Interessante observar que há nas plantas vários princípios ativos utilizados pelo homem como medicamentos, entre os quais as quinonas. Essas incluem substâncias com atividade alelopática (Hoagland, 1999) e vegetais ricos nestas substâncias são usados como laxantes (Falkenberg, 1999). No México, raízes da composta *Ratibida mexicana* são usadas como antirreumáticas e antissépticas, sendo que extratos desta planta mostraram-se potentes alelopáticos, enquanto triterpenoides de sementes de *Swietenia humilis*, com comprovado efeito anti-fúngico, bactericida e com atividade antiviral, inibiam o crescimento de raízes de *Amaranthus hypochondriacus* e *Echinochloa crusgalli* (Anaya *et al.*, 1993). *Achryrocline satureoides* (macela), usada como digestivo, apresentou efeito alelopático, inibindo a germinação, mas estimulando o crescimento de raízes da alface (Aquila *et al.*, 1999).

METODOLOGIAS E BIOENSAIOS

Conforme foi visto até aqui, há inúmeros fatores que influem para se estabelecer o fenômeno de alelopatia. Os ensaios que comprovem, ou pelo menos tentem comprovar, tais efeitos são bastante variáveis diante destas dificuldades.

Germinação de sementes em laboratório

Os testes de germinação são simples a serem realizados, no entanto, há uma série de cuidados que devem ser tomados para que se possa ter respostas reproduzíveis. Os testes podem ser realizados em laboratório a temperatura ambiente, porém, como a temperatura influi sobre a germinação, o controle desta é desejável. O uso da temperatura entre 22 e 28 °C é o procedimento mais comum. Outro cuidado é que as placas não sequem. A colocação de duas ou três folhas de papel filtro ou absorvente no fundo da placa diminui o problema. Colocar algodão sob o papel ou fina camada de esponja neutra desinfestada pode ser uma boa alternativa. O uso de ágar-gel também é uma possibilidade interessante, mas neste caso, o gel deve ser de boa qualidade para que este não acrescente mais fontes de interferência. Deve ser evitado o alagamento das placas de forma que as sementes boiarem. O uso de películas plásticas vedando as tampas das placas ou caixas gerbox também auxilia. Por último, a colocação de uma ou mais vasilhas com água no interior da câmara pode evitar problemas de secamento das placas. Deve-se alertar que a evaporação dos extratos tornam-nos mais concentrados, o que pode falsear os resultados.

As sementes teste podem ser de espécies que se encontrem no local a campo. Como as espécies nativas, amiúde, possuem algum tipo de dormência, o uso de sementes de espécies cultivadas, de boa qualidade, é aconselhável. Tomate e alface são duas espécies em que as “sementes” (alface é um aquênio) são facilmente encontradas e bastante sensíveis a vários aleloquímicos.

A germinação deve ser verificada diariamente ou até de 8 em 8 horas, para contabilizar as sementes germinadas. O critério deve ser do aparecimento da curvatura geotrópica da radícula ou o seu tamanho ser no mínimo 50% do tamanho da semente, para evitar falsa germinação por expansão do embrião com a embebição (Labouriau, 1983). Muitas vezes, o possível alelopático apenas retarda o processo germinativo (Figura 3). Tomate e alface, em geral, germinam em 72 horas, dependendo da temperatura. A análise da velocidade, taxa e comportamento da curva acumulada de germinação, pode dar indicações importantes sobre o alelopático. O controle do pH e da concentração osmótica dos extratos brutos é fundamental, pois pode haver neles substâncias como açúcares, aminoácidos e ácidos orgânicos que influem no pH e são osmoticamente ativos.

Germinação em casa de vegetação ou canteiro

Areia lavada (que tem menor interação com as substâncias testes) ou solo, ambos esterilizados, são utilizados, mas fumigações devem ser evitadas para estudos de alelopatia. Então, ao utilizar substrato natural sem esterilização, se deve assumir que há uma dinâmica de transformações no solo difícil de acompanhar e de reproduzir. A germinação será acompanhada pela emergência da plântula na superfície do substrato, uma vez que a semente é enterrada. Neste caso, se houver dormência regida pela luz, deverá haver um pré-tratamento para sua quebra. Aliás, quaisquer tipos de dormência eventualmente existentes devem ser quebrados antes do teste de alelopatia.

Usando-se vasos ou canteiros, dois procedimentos mais usuais são seguidos: 1 - adicionar o material que se suspeita tenha o alelopático, incorporando-o ao substrato; 2 - lixiviar o material repetidas vezes, obtendo-se assim um percolado que contem o(s) aleloquímico(s). Na Figura 7 tem-se um modelo

usado para extrações de aleloquímicos (Chou, 1999). O lixiviado também pode ser obtido de plantas vicejando em vasos, conforme pode ser visto na Figura 8 (Friedman e Waller, 1985). Quando o aleloquímico é volátil, ele pode ser testado usando-se o procedimento de colocar o material em frascos menores, dentro de um frasco maior, o qual será tampado, após colocar-se placas forradas com um substrato úmido com as sementes dos bioensaios. Os volátil(eis) liberado(s) poderá(ão) influir então na germinação (Chou, 1999).

Dois procedimentos não são recomendados: macerar o material com suspeita de alelopatia, pois se pode estar liberando substâncias que não estariam ativas fosse o processo natural observado, com queda no solo e desidratação gradativa do material (Inderjit e Dakshini, 1995); também deve ser evitada a extração com solventes orgânicos (clorofórmio, éter, álcool, etc.), pois na natureza isto não ocorre e poder-se-ia estar liberando compostos que em condições naturais não atuariam alelopaticamente (Inderjit, 1996).

Crescimento

A emergência da plântula e seu crescimento são as fases mais sensíveis na ontogênese do indivíduo (Blum, 1999). Massa seca da raiz ou parte aérea, bem como o comprimento das plântulas ou radículas, são os parâmetros mais usados para avaliar o efeito alelopático sobre o crescimento (Jacobi e Ferreira, 1991; Inderjit e Dakshini; 1995; Pratley *et al.*, 1999). A quantidade de pêlos absorventes (Tabela 12) também é um parâmetro muito sensível, particularmente em milho, onde eles são muito conspícuos (Meguro, 1969; Miró *et al.*, 1998).

Os testes podem ser feitos seguindo os procedimentos expostos para a germinação, desde que, naqueles de laboratório, alguns cuidados sejam observados rigorosamente; como não deixar

secar ou concentrar muito, pela evaporação, os extratos em teste. Placas de petri tem a restrição de ter pouca altura, e como a parte aérea tem gravitropismo negativo, seu desenvolvimento pode ser limitado pela tampa da placa.

É interessante, quando se testa extratos, não fazer a germinação neles, colocando as sementes para germinar previamente em água destilada, e só depois transferindo as plântulas que tiverem um certo tamanho de radícula, por exemplo 5 mm, para a solução teste. Com isto, pode-se uniformizar a amostra e obter resultados dos efeitos alelopáticos mais uniformes, o que facilita as análises pela diminuição da variabilidade, além de se poder ter amostras do mesmo tamanho.

Testes em meio aquoso

A maioria das plantas de interesse econômico são angiospermas terrestres. As interações das plantas no meio terrestre com o substrato são difíceis de seguir e testar. Assim, foram propostos alguns testes em meio líquido, sob vários aspectos experimentais, mais fáceis de manipular e analisar. A principal vantagem é de o(s) aleloquímico(s) já estarem no meio aquoso, sem a necessidade de liberação de complexos com a matriz do solo.

Alface é a planta mais comum como espécie alvo para examinar alelopatia entre as hidrófitas, devido tanto ao pequeno período requerido para sua germinação (24 a 48 horas) quanto para seu crescimento (Elakovich, 1999). As reservas que a semente de alface possui, no entanto, não permitem um desenvolvimento expressivo da plântula sem uso de nutrientes externos, o que é uma limitação. Por outro lado, oferece uma vantagem extra, de poder ser cultivada em soluções hidropônicas, o que pode ser manejado para exploração de algum problema de alelopatia. Einhellig e colaboradores (1985) usaram a aquática flutuante *Lemna minor* L., que

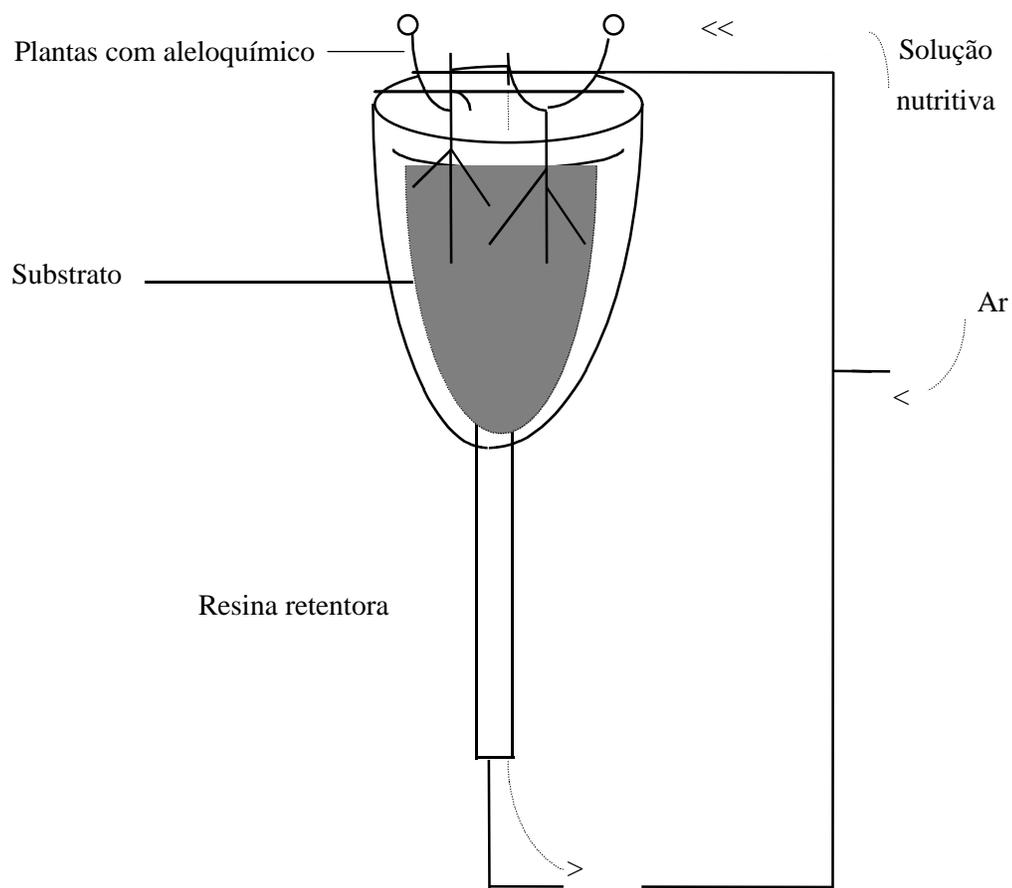


FIGURA 7- Sistema de fluxo contínuo para sequestrar exsudados de raízes intactas não perturbadas. O substrato contido no vaso é retido por filtro apoiado sobre coluna de resina “Amberlite XAD-4”. A substância filtrada pela resina é recalçada e oxigenada, servindo para umedecer o topo do vaso. Adaptado de Friedman e Waller (1985).

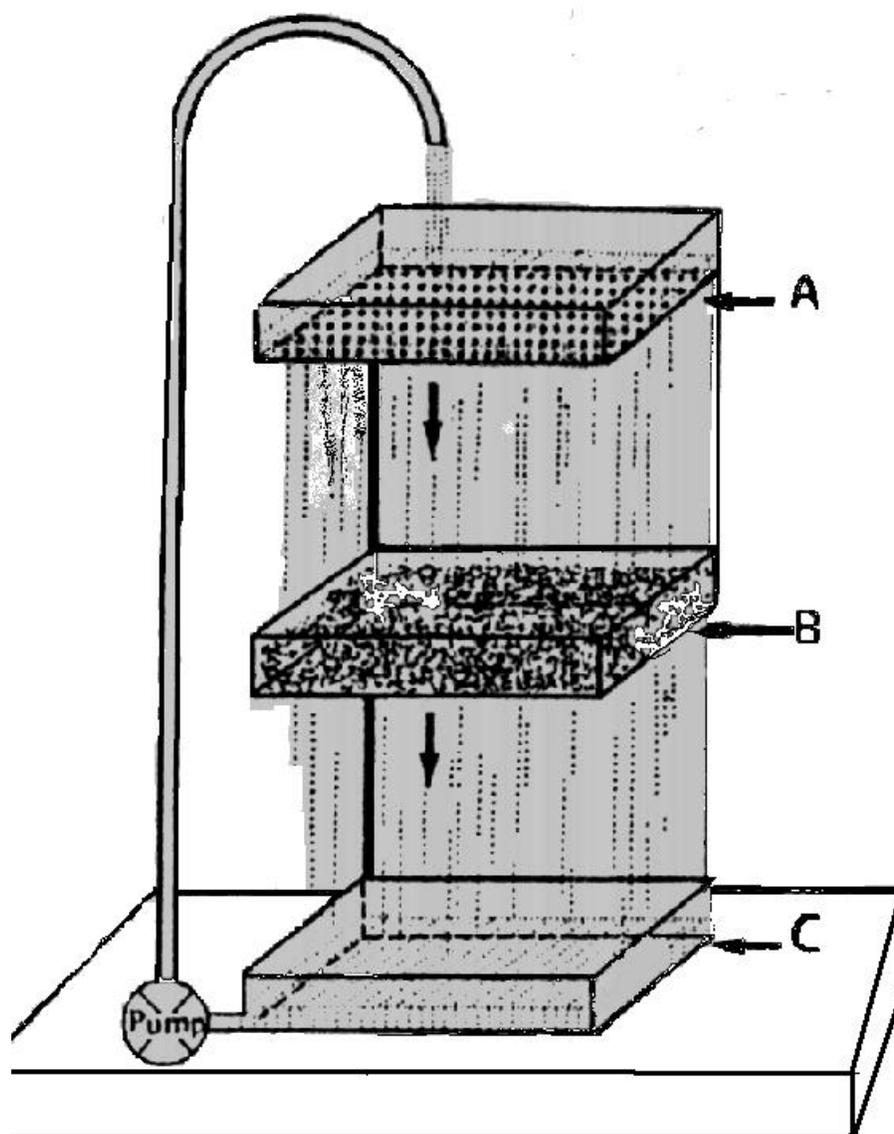


FIGURA 8 - Sistema de lixiviar: A) bandeja plástica de 55 x 40 x 15 cm com inúmeras perfurações e cheia de água de forma a ocorrer um gotejamento contínuo; B) o mesmo tipo de bandeja, com material de serrapilheira ou material picado e seco da planta que se deseja estudar; C) bandeja sem furos, para coleta do lixiviado, com bomba de recalque de forma a reconduzir a substância ao nível A. Adaptado de Chou (1999).

TABELA 12 - Parâmetros de crescimento de plântulas de milho submetidas a diferentes concentrações de extratos de frutos de *Ilex paraguariensis* e PEG 6000. Adaptado de Miró *et al.* (1998).

Parâmetro	Potencial osmótico (bar)						
	0,0	- 2,37		- 4,64		- 9,77	
	controle	PEG	1:16 (m/v)	PEG	1:8 (m/v)	PEG	1:4 (m/v)
Comprimento da parte aérea (cm)	7,05 a	5,5 b	3,76 d	4,6 c	2,87 e	2,61 f	1,93 f
Comprimento de raiz seminal	14,85 a	14,83 a	2,2 d	11,81 b	1,77 d	7,89 c	1,44 d
Massa seca da parte aérea	26,0 a	21,0 b	18,0 cd	20,1 bc	15,0 d	11,2 e	11,0 e
Massa seca da raiz	32,0 a	33,0 a	23,0 b	32,0 a	21,1 b	26,0 b	11,0 c
Número de pêlos absorventes	27,0 a	22,6 b	4,7 c	19,7 b	3,0 c	5,7 c	0,1 d

Valores acompanhados de letras iguais na mesma linha não diferem significativamente ao nível de 5% pelo teste de Tukey.

mostrou a vantagem de poder ser cultivada em volumes tão pequenos quanto 1,5 ml. Medidas da fronde, massa seca, conteúdo de clorofila e antocianina produziram resultados reproduzíveis a efeitos de aleloquímicos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A alelopatia, interação química entre plantas ou destas com microrganismos, é área de ecologia e/ou da ecofisiologia, das mais complexas. As interações e variabilidade de respostas aproximam-se do caos, este tomado na sua definição de eventos probabilísticos (Gleick, 1990). Assim, os resultados obtidos em estudos de alelopatia não podem ser explicados em termos de uma abordagem de uma disciplina;

esta deve ser multidisciplinar (Rizvi *et al.*, 1992). Alelopatia envolve interação entre estresses abióticos e bióticos, estes através de múltiplos compostos que podem ter relações sinérgicas que potencializam suas ações (Einhellig, 1999).

O esquema (Figura 9) apresenta um resumo das relações desta complexidade de interações.

O que fazer? Nada? Isto seria negar fazer ciência, desistir de pensá-la. É evidente que não é isto que se quer ou preconiza. Então o mais adequado é partir para aproximações. Observa-se a campo se na vegetação há alguma ou algumas espécies que formem grupamentos quase puros, “mantendo” as outras espécies “afastadas”. A seguir coletar solo, serrapilheira e material vegetal, procedendo a experimentos mais controlados, em canteiros e/ou casa de vegetação. A par, pode-se

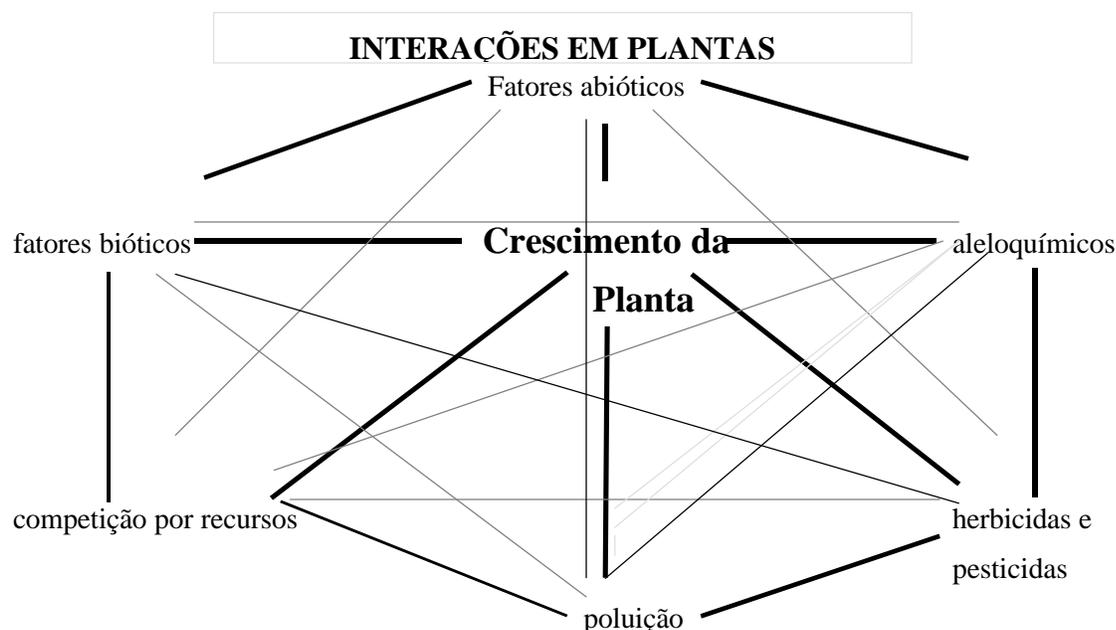


FIGURA 9 - Esquema das interações complexas entre fatores ambientais e o crescimento da planta. Linhas contínuas indicam influência direta; linhas interrompidas indicam influência indireta ou secundária.

lixiviar o material ou mesmo fazer extratos aquosos e testa-los em placas de petri ou gerbox em laboratório, quanto à germinação e crescimento das plantas alvo (bioensaios). Analisar com cuidado os resultados, que, se significativos, incluirão uma análise química dos extratos. Nesta etapa usa-se solventes orgânicos, se necessário. A cooperação multidisciplinar é requerida, em geral, para estudos conseqüentes.

AGRADECIMENTOS

A profa. Dra. Linda S. Caldas da UnB e Dra. Mirian Eira da EMBRAPA pelo convite que nos foi formulado para escrever este artigo. Ao reitor da UnB Prof. Dr. Lauro Morhy e ao prof. Fabian Borghetti pelo empenho em viabilizar minha estada como professor visitante na Universidade de Brasília. Ao CNPq por bolsa de

produtividade A.G.Ferreira e a CAPES pelo apoio na fixação de A.G. Ferreira junto ao CPG-Botânica na UnB e pela concessão de bolsa de fixação de recursos humanos na UFRGS de M.E.A. Aquila.

REFERÊNCIAS

- ALSAADAWI, I.S. Research on allelopathy in Iraq. In: NARWAL, S.S. (Ed.) **Allelopathy Update**. Enfield, Science Pub., 1999. v.1, p.185-197.
- ALVES, P.L.C.A.; TOLEDO, R.E.B. & GUSMAN, A.B. Allelopathic potential of *Eucalyptus* spp. In: NARWAL, S.S. (Ed.) **Allelopathy Update**. Enfield, Science Pub., 1999. v.2, p.131-148.

- ANAYA, A.L.; HERNÁNDEZ-BAUTISTA, B.E.; PELAYO-BENEVIDES, H.R.; CALERA, M. & FERNANDEZ-LUISELLI, E. Allelopathy in Mexican plants. In: INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & EINHELLIG, F.A. (Eds.) **Allelopathy: Organisms, Processes, and Applications**. Washington, American Chemical Society, 1993. p.224-241.
- ANAYA, A.L.; RAMOS, L.; CRUZ, R.; HERNANDEZ, J.G. & NAVA, V. Perspectives on allelopathy in Mexican tropical agroecosystems: A case study in Tlaxcala. **Journal of Chemical Ecology**, 13:2083-2101, 1987.
- ANAYA, A.L.; RUY-OCOTLA, G.; ORTIZ, L.M. & RAMOS, L. Potencial alelopático de las principales plantas de um cafetal. In: JIMENEZ AVILA, E. & GÓMEZ-POMPA, A. (Eds.) **Estudios ecológicos en el agroecosistema cafetalero**. Mexico City, Continental, 1982, p.85-94.
- AQUILA, M.E.A.; UNGARETTI, J.A.C. & MICHELIN, A. Preliminary observation on allelopathic activity in *Achryrocline satureioides* (Lam) DC. **Acta Horticulturae**, 502: 383-387, 1999.
- ASTARITA, L.V.; FERREIRA, A.G. & BERGONCI, J.I. *Mimosa bimucronata*: allelopathy and osmotic stress. **Allelopathy Journal**, 3:43-50, 1996.
- BARBOSA, D.C.A. Inibidores de germinação em folhas de *Wedelia paludosa* DC. (Compositae): Efeito no crescimento da plântula de *Lycopersicum esculentum* Mill. Universidade Federal de Pernambuco, IB, Serie B: Estudos e Pesquisas, 3:1-14, 1972.
- BERHOW, M.A. & VAUGHUN, S.F. Higher plant flavonoids: biosynthesis and chemical ecology. In: INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & FOY, C.L. (Eds.) **Principles and practices in plant ecology**. Boca Raton, CRC Press, 1999. p.423-438.
- BLUM, U. Designing laboratory plant debris-soil bioassays: some reflections. In INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & FOY, C.L. (Eds.) **Principles and practices in plant ecology**. Boca Raton, CRC Press, 1999. p.17-23.
- BORGHETTI, F. & PESSOA, D.M. de A. Autotoxicidade e alelopatia em sementes de *Solanum lycocarpum* St.Hil. (Solanaceae). In LEITE, L. & SAITO, C.H. (Orgs.) **Contribuição ao conhecimento ecológico do Cerrado**. Trabalhos selecionados do 3o. Congresso de Ecologia do Brasil, outubro 1996, Brasília, DF. Brasília, DF, Depto. de Ecologia, Universidade de Brasília, 1997. p.54-58.
- BORGES, E.E.L.; SILVA, G.F. & LOPES, E.S. Avaliação de substâncias alelopáticas em vegetação de uma floresta secundária. 2. Arbustos. **Revista Árvore**, 18:275-286, 1994.
- CASTRO, P.R.C.; RODRIGUES, J.D.; MORAES, M.A. & CARVALHO, V.L.M. Efeitos alelopáticos de alguns extratos vegetais na germinação do tomateiro (*Lycopersicum esculentum* Mill. cv. Santa Cruz). **Planta Daninha**, 6:79-85, 1983.
- CASTRO, P.R.C.; RODRIGUES, J.D.; RONDELLA-MAIMONI, R.C.S.; RABELO, J.C.; VEIGA, R.F.A. ; LIMA, G.P.P.; JUREIDINI, P. & DENADAI, I.A.M. Ação alelopática de alguns extratos de plantas daninhas na germinação de arroz. **Anais Escola Superior Luiz de Queiroz**, 41:369-381, 1984.

- 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**, 12:1431-1448, 1986.
- CHOU, C.H. Methodologies for allelopathic research: from fields to laboratory. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, p.3-24.
- COELHO, R.W. Substâncias fitotóxicas presentes no capim annoni. 2. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 21:255-263, 1986.
- COUTINHO, L.M. & HASHIMOTO, F. Sobre o efeito inibitório de sementes produzido por folhas de *Calea cuneifolia* DC. **Ciência e Cultura**, 23:759-764, 1971.
- DAKSHINI, K.M.M.; FOY, C.L. & INDERJIT. Allelopathy: one component in a multifaceted approach to ecology. In INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & FOY, C.L. (Eds.) **Principles and practices in plant ecology**. Boca Raton, CRC Press, 1999. p.3-14.
- EINHELLIG, F.A. & SOUZA, I.F. Phytotoxicity of sorgoleone found in grain sorghum root exudates. **Journal of Chemical Ecology**, 18:1-11, 1992.
- EINHELLIG, F.A.; LEATHER, G.R. & HOBBS, L.L. Use of *Lemna minor* L. as a bioassay in allelopathy. **Journal of Chemical Ecology**, 11:65-72, 1985.
- EINHELLIG, F.A. An integrated view of allelochemicals amid multiple stresses. In INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & FOY, C.L. (Eds.) **Principles and practices in plant ecology**. Boca Raton, CRC Press, 1999. p.479-494.
- ELAKOVICH, S.D. Bioassays applied to allelopathic herbaceous vascular hydrophytes. In INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & FOY, C.L. (Eds.) **Principles and practices in plant ecology**. Boca Raton, CRC Press, 1999. p.45-56.
- EL-KHATIB, A.A. An ecological overview on the allelopathy of water hyacinth "*Eichhornia crassipes*" a strategy for weed control. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1. p.471-478.
- FALKENBERG, M.B. Quinonas. In: SIMÕES, C.M.O.; SCHENKEL, E.P.; GOSMANN, G.; MELLO, J.C.P.; MENTZ, L.A. & PETROVICK, P.R. (Eds.) **Farmacognosia: da planta ao medicamento**. Florianópolis, Ed. Universidade Federal de Santa Catarina. 1999. p. 545-570.
- FERREIRA, A.G.; AQUILA, M.E.A.; JACOBI, U.S. & RIZVI, V. Allelopathy in Brazil. In: RIZVI, S.J.H. & RIZVI, V. (Eds.) **Allelopathy: basic and applied aspects**. London, Chapman & Hall, 1992. p. 243-250.
- FERREIRA, A.G.; VESTENA, S. & FETT-NETO, A.G. Inhibition of germination in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Columbia) by leaf extracts of *Mimosa bimucronata* (DC.)OK. **Journal of Chemical Ecology** (submitted).
- FRIEDMAN, J. & WALLER, G.R. Allelopathy and autotoxicity. **Trends in Biochemical Sciences**, 10:47-50, 1985.
- GLEICK, J. **Caos: a criação de uma nova ciência**. Trad. Ed. Campus Rio de Janeiro. 1990.
- GONZALEZ, V.; NIMBAL, C.I.; WESTON, L.A. & CHENIAE, G.M. Inhibition of a photosystem II electron transfer reaction by sorgoleone, a natural product. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 45:1415-1421, 1998.

- GRAY, R.J. & HARBORNE, J.B. A survey of antifungal compounds from higher plants. 1982-1993. **Phytochemistry**, 37:19-42, 1994.
- GRECA, M.D.; FIORENTINO, A.; MONACO, P.; PREVITERA, L.; PINTO, G. & POLLIO, A. Release of potential allelochemical from aquatic plants. In MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, p.255-262.
- HALL, A.B.; BLUM, U. & FITES, R.C. Stress modification of allelopathy of *Helianthus annuus* L. debris on seed germination. **American Journal of Botany**, 69:776-783, 1982.
- HICKS, S.K.; WENDT, C.W.; GANNAWAY, J.R. & BAKER, R.B. Allelopathic effects of wheat straw on cotton germination, emergence and yield. **Crop Science**, 29:1057-1061, 1989.
- HOAGLAND, R.E. Allelopathic interactions of plants and pathogens. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, p.423-450.
- HOGAN, M.E. & MANNERS, G.M. Differential allelochemical detoxification mechanism in tissue cultures of *Antennaria microphylla* and *Euphorbia esula*. **Journal of Chemical Ecology**, 17:167-174, 1991.
- HUANG, S.; WANG, W.; MA, K.; ZHOU, H.; XU, Y.Z.; WU, H. & YU, S.W. Allelochemicals from root exudates and extracts of water hyacinth *Eichhornia crassipes*. In MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, p.197-210.
- INDERJIT. Plant phenolics in allelopathy. **The Botanical Review**, 62:186-202, 1996.
- INDERJIT & DAKSHINI, K.M.M. On laboratory bioassays in allelopathy. **The Botanical Review**, 61:28-44, 1995.
- INDERJIT & DAKSHINI, K.M.M. Bioassays for allelopathy: interactions of soil organic and inorganic constituents. In INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & FOY, C.L. (Eds.) **Principles and practices in plant ecology**. Boca Raton, CRC Press, 1999. p.35-44.
- INDERJIT & DEL MORAL, R. Is separating resource competition from allelopathy realistic. **The Botanical Review**, 63:221-227, 1997.
- JACOBI, U.S. & FERREIRA, A.G. Efeitos alelopáticos de *Mimosa bimucronata* (DC.) OK. sobre espécies cultivadas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 26:935-943, 1991.
- JORRIN, J.V. & PRATS, E. Allelochemicals, phytoalexins and insect-feeding deterrents: Different definitions for 7-hydroxylated Coumarins. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, p.179-192.
- KALBURTI, K.L. Research on allelopathy in Greece. In: NARWAL, S.S. (Ed.) **Allelopathy Update**. Enfield, Science Pub., 1999. v.1, p.37-47.
- LABOURIAU, L.G. **A germinação das sementes**. Washington, OEA. 1983.
- LABOURIAU, L.G. & AGUDO, M. On the physiology of seed germination in *Salvia hispanica* L. I. Temperature effects. **Anais Academia Brasileira de Ciências**, 59:37-56, 1987.

- MALLIK, A.V. Allelopathic potential of *Kalmia angustifolia* to black spruce (*Picea mariana*). **Forest Ecology and Management**, 20:43-51, 1987.
- MALLIK, A.V. Possible role of allelopathy in growth inhibition of softwood seedlings in Newfoundland. In: RIZVI, S.J.S. & RIZVI, V. (Eds.) **Allelopathy; Basic and applied aspects**. ... London, Chapman & Hall, 1992. p.321-340.
- MARTIN, V.L.; MCCOY, E.L. & DICK, W.A. Allelopathy of crop residues influences corn seed germination and early growth. **Agronomy Journal**, 82: 555-560, 1990.
- MEDEIROS, A.R.M. & LUCCHESI, A.A. Efeitos alelopáticos de ervilhaca (*Vicia sativa*) sobre a alfaca em testes de laboratório. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, 28:9-14, 1993.
- MEGURO, M. Substâncias reguladoras de crescimento em rizoma de *Cyperus rotundus* L. Efeito do extrato de rizoma na germinação e crescimento de plantas superiores. **Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo - Botânica (São Paulo)**, 331:127-144, 1969.
- MIRÓ,C.P.; FERREIRA, A.G. & AQUILA, M.E.A. Alelopatia de frutos de erva-mate (*Ilex paraguariensis*) no desenvolvimento do milho. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, 33:1261-1270, 1998.
- MOLISCH, H. **Der Einfluss einer Pflanze auf die andere Allelopathie**. Jena, Fischer. 1937.
- MULLER, C.H. Allelopathy as a factor in ecological process. **Vegetatio**, 18:348-357, 1969.
- NARWAL, S.S. Research on allelopathy in India. In NARWAL, S.S. (Ed.) **Allelopathy Update**. Enfield, Science Pub., 1999. v.1, p.123-184.
- NIMBAL, C.I.; PETERSEN, J.F.; YERKES, C.N.; WESTON, L.A. & WALLER, S.C. Phytotoxicity and distribution of sorgoleone in grain sorghum germplasm. **Journal Agriculture and Food Chemistry**, 44:1343-1349, 1996.
- OLOFSDOTTER, M.; WANG, D. & NAVAREZ, D. Allelopathic rice for weed control. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, p.383-390.
- PASZKOWSKI, W.L. & KREMER, R.J. Biological activity and tentative identification of flavonoid components in velvetleaf (*Abutilon theophrasti* Medik.) seed coats. **Journal of Chemical Ecology**, 14:1573-1582, 1988.
- PERES, M.T.L.P.; PIZZOLATTI, M.G.; QUEIROZ, M.H. & YUNES, R.A. Potencial de atividade alelopática de *Gleichenia pectinata* Willd (Pr.). **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, 33:131-137, 1998.
- PRATLEY, J.E.; NA, M. & HAIG, T. Following a specific protocol establish allelopathy conclusively - an Australian case study. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, p.63-70.
- PUTNAM, A.R. & TANG, C.S. **The science of allelopathy**. New York, John Wiley & Sons, 1986.

- REINHARDT, C.F.; KHALIL, S. & BEZUNDENHOUT, S. Bioassay techniques in assessing the allelopathy effects of weeds on crop and plantation species. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, p.29-46.
- RICE, E.L. **Allelopathy**. New York, Academic Press, 1974.
- RICE, E.L. **Allelopathy**. 2nd ed., New York, Academic Press, 1984.
- RICE, E.L. Allelopathy effects on nitrogen cycling. In: RIZVI, S.J.H. & RIZVI, H. (Eds.) **Allelopathy: Basic and applied aspects**. London, Chapman & Hall, 1992 p.31-58.
- RIETVELD, W.J.; SCHLESINGER, R.C. & KESSER, K.J. Allelopathic effects of black walnut on European black alder coplanted as a nurse species. **Journal of Chemical Ecology**, 9:1119-1133, 1983.
- RIZVI, S.J.H.; HAQUE, H.; SINGH, U.K. & RIZVI, V. A discipline called allelopathy. In: RIZVI, S.J.H. & RIZVI, H. (Eds.) **Allelopathy: Basic and applied aspects**. London, Chapman & Hall, 1992. p.1-10.
- RIZVI, S.J.H. & RIZVI, V. Exploitation of allelochemicals in improving crop productivity. In: RIZVI, S.J.H. & RIZVI, H. (Eds.) **Allelopathy: Basic and applied aspects**. London, Chapman & Hall, 1992. p.443-472.
- RODRIGUES, B.N.; PASSINI, T. & FERREIRA, A.G. Research on allelopathy in Brazil. In: NARWAL, S.S. (Ed.) **Allelopathy Update** Enfield, Science Pub., 1999. v.1, p.307-323.
- SCHUMANN, A.W.; LITTLE, K.M. & ECCLES, N.S. Suppression of seed germination and early seedling growth by plantation harvest residues. **South African Journal of Plant and Soil**, 12:170-172, 1995.
- SOUTO, X.C.; GONZALEZ, L. & REIGOSA, M.J. Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW. Spain). **Journal of Chemical Ecology**, 20:3005-3015, 1994.
- SZCZEPANSKI, A.J. Allelopathy as a means of biological control of water weeds. **Aquatic Botany**, 3:193-197, 1977.
- TAYLOR, R.J. & SHAW, D.C. Allelopathic effects of Engelmann Spruce bark stilbenes and tannin-stilbene combinations on seed germination and seedling growth of selected conifers. **Canadian Journal of Ecology**, 61:279-289, 1983.
- WALLER, G.R. Introduction. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, sem paginação.
- WALLER, G.R.; FEUG, M.C. & FUJII, Y. Biochemical analysis of allelopathic compounds: plants, microorganisms, and soil secondary metabolites. In: INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & FOY, C.L. (Eds.) **Principles and practices in plant ecology**. Boca Raton, CRC Press, 1999. p.75-98.
- WALLER, G.R.; KUMARI, D.; FRIEDMAN, J.; FRIEDEMANN, N. & CHOU, C.H. Caffeine autotoxicity in *Coffea arabica* L. In: PUTNAM, A.R. & TANG, C.S. (Eds.) **The science of allelopathy**. New York, John Wiley & Sons, 1986. p.243-269.

- WEIDENHAMER, J.D.; HARTNETT, D.C. & ROMEO, J.T. Density-dependent phytotoxicity: distinguishing resource competition and allelopathic interference in plants. **Journal of Chemical Ecology**, 26:613-524, 1989.
- WEIDENHAMER, J.D.; MORTON, T.C. & ROMEO, J.T. Solution volume and seed number: often overlooked factors in allelopathy bioassays. **Journal of Chemical Ecology**, 13:1481-1491, 1987.
- WESTON, L.A.; NIMBAL, C.I. & JEANDET, P. Allelopathic potential of grain sorghum (*Sorghum bicolor* [L.] Moench) and related species. In: INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & FOY, C.L. (Eds.) **Principles and practices in plant ecology**. Boca Raton, CRC Press, 1999. p 467-477.
- WILLIS, R. Australian studies on allelopathy in *Eucalyptus*: A review. In: INDERJIT; DAKSHINI, K.M.M. & FOY, C.L. (Eds.) **Principles and practices in plant ecology**. Boca Raton, CRC Press, 1999. p.201-219.
- YOUNG, C.C.; ZHU THORNE, L.R. & WALLER, G.R. Phytotoxic potential of soils and wheat straw in rice rotation cropping systems of subtropical Taiwan. **Plant and Soil**, 120:95-101, 1989.
- ZOBEL, A.M. & LYNCH, J.M. Shielding against ultraviolet radiation causes production of both phytoalexins and allelochemicals. In: MACIAS, F.A.; GALINDO, J.C.G.; MOLINILLO, J.M.G. & CUTLER, H.G. (Eds.) **Recent advances in allelopathy**. Cadiz, Serv. Pub. Univ. Cadiz, 1999. v.1, p.219-230.