

**UNIVERSIDAD DE LA FRONTERA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS Y FORESTALES**



LA ALELOPATIA Y LA AGRICULTURA

Monografía presentada a la Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales de la Universidad de La Frontera como parte de los requisitos para optar al Título de Ingeniero Agrónomo.

LORENA ANTONIA CANIHUANTE SUAREZ

**TEMUCO – CHILE
2012**

**UNIVERSIDAD DE LA FRONTERA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS Y FORESTALES**



LA ALELOPATIA Y LA AGRICULTURA

Monografía presentada a la Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales de la Universidad de La Frontera como parte de los requisitos para optar al Título de Ingeniero Agrónomo.

ALUMNO: LORENA ANTONIA CANIHUANTE SUAREZ

PROFESOR GUIA: EMMA AMANDA BENSCH TAPIA

TEMUCO – CHILE

2012

LA ALELOPATIA Y LA AGRICULTURA

PROFESOR GUIA

: Emma Bensch Tapia
Ingeniero Agrónomo Mg.Cs.
Departamento de Ciencias Agronómicas y
Recursos naturales.
Universidad de La Frontera

PROFESOR CONSEJERO

: Juan Carlos Hermosilla Barra
Ingeniero Agrónomo
Departamento de Ciencias Agronómicas y
Recursos Naturales
Universidad de La Frontera

CALIFICACION PROMEDIO TESIS

:

DEDICATORIA

En primer lugar a Dios, A mis padres, a mi Canito lindo, que me enseñó que lo más importante es tener educación y especialmente a mi querido Hijo Benjamin que es mi luz y la fuerza que me ayuda a seguir adelante.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco enormemente a mi Profesora Guia, la Sra. Emma Bensch T, quien me guío en la ejecución de esta monografía, me motivo y me insto a seguir adelante y lograr mi Título profesional.

A la Universidad De La Frontera quién me brindo la oportunidad de logar una carrera que ya llega a su fin.

A mi familia ,a mis hermanos de IBB, y a cada uno de los que estuvieron presentes en esta etapa de mi vida.

Y por último a Dios quien me guío y me ayudo en todo momento.

INDICE

Capítulo		Página
1	INTRODUCCIÓN	1
2	REVISIÓN BIBLIOGRAFICA	3
2.1	Antecedentes históricos	3
2.2	Definición de Alelopatía	5
2.3	Mecanismo de acción alelopática	8
2.3.1	Exudados Radicales	8
2.3.2	Lixiviación de las porciones aéreas	9
2.3.3	Descomposición de residuos vegetales	11
2.3.4	Volatilización de compuestos	12
2.4.	Agentes alelopáticos. Metabolitos secundarios	12
2.5	Producción de aleloquímicos	17
2.6	Naturaleza química de los agentes alelopáticos	18
2.6.1	Compuestos alifáticos	19
2.6.2	Lactonas no saturadas	20
2.6.3	Lípidos y ácidos grasos	20
2.6.4	Compuestos aromáticos	20
2.6.5	Ácido benzoico y derivados	20
2.6.6	Ácido cinámico y sus derivados	20
2.6.7	Quinona y sus derivados	21

2.6.8	Cumarinas	21
2.6.9	Flavonoides	21
2.6.10	Taninos	21
2.6.11	Fenoles simples	22
2.7	Mecanismo de acción de los compuestos alelopáticos	23
2.7.1	Alteraciones hormonales	25
2.7.2	Efectos sobre la actividad enzimática	27
2.7.3	Efectos sobre la fotosíntesis	28
2.7.4	Efectos sobre la respiración	29
2.7.5	Efectos sobre procesos asociados a membranas	29
2.7.6	Efectos sobre el medioambiente	31
2.8	Efectos alelopáticos científicamente comprobados	32
2.8.1	Efectos alelopáticos entre especies herbáceas cultivadas	32
2.8.2	Efectos alelopáticos de malezas sobre especies cultivadas	34
2.8.3	Efectos alelopáticos de malezas sobre malezas	37
2.8.4	Efectos alelopáticos sobre árboles frutales	39
2.8.5	Efectos alelopáticos de especies herbáceas sobre especies frutales	41
2.9	Metodología utilizada en la investigación en alelopatía	42
2.9.1	Fase biológica - ecología	42
2.9.2	Fase química- analítica	43

2.10	Metodología empleada para detectar potencial alelopático	44
2.10.1	Método de extractos acuosos	44
2.10.2	Método de los exudados radicales	45
2.11	Factores a considerar en estudios de potencial alelopático	46
2.12	Utilización de la alelopática en la agricultura	48
2.12.1	Cultivos de cobertura alelopática	48
3	CONCLUSIONES FINALES	50
4	RESUMEN	52
5	LITERATURA CITADA	53

1. INTRODUCCIÓN

El uso de agroquímicos ha permitido aumentar notablemente los rendimientos y rentabilidad de los cultivos, pero el uso constante de estos puede alterar el medio biológico existente en el suelo, además de encarecer la producción. Es por eso que diversos científicos buscando alternativas que den con ventajas económicas y medioambientales han encontrado en la Alelopatía una solución que es un fenómeno de gran importancia en la ecología y supervivencia de las plantas.

La multitud de sustancias orgánicas que son liberadas por las plantas, así como el gran número que proviene de la descomposición de ellas en el suelo, forman parte de una fantástica guerra de acciones e interacciones. Dichas sustancias son denominadas aleloquímicos.

La igualdad entre aleloquímicos naturales y herbicidas sintéticos en la supresión vegetal, sugiere que la alelopatía posee gran potencial para el manejo de la vegetación no deseada, pudiendo ser incorporada como herramienta a un programa de manejo integrado de malezas, disminuyendo la dependencia de los herbicidas y otorgando un beneficio ambiental adicional.

Está ampliamente reportado que la alelopatía podría utilizarse agronómicamente, entre otros, por ejemplo se cita la utilización de cultivos de supresión, rotación alelopática o cultivos compañeros, incorporación de residuos de cultivos alelopáticos y uso de extractos fitotóxicos de plantas alelopáticas. Últimamente, la investigación en el área se orienta a la búsqueda de germoplasma con potencial alelopático y a la transferencia genética de dicha característica a especies de interés comercial.

La identificación de cultivares con alta actividad alelopática y la transferencia de esta característica a cultivares modernos, podría restaurar una propiedad que inadvertidamente pudo

haberse perdido durante el proceso de selección, cuando los cultivares se seleccionaron para otros fines. Estudios en arroz, avena, cebada, maravilla, trigo y zapallo demuestran que hay variación en la actividad alelopática entre accesiones y que algunas de estas accesiones inhiben el desarrollo de otras especies vegetales.

Considerando lo anterior, ésta monografía pretende entregar un panorama amplio de alelopatía, definición, interacciones entre especies vegetales, etc. Aún sabiendo que la exploración dentro de la ciencia de la alelopatía continuará siendo difícil y compleja, y la razón es que en el estudio de las interacciones biológicas mediadas por los metabolitos secundarios involucra tanto disciplinas científicas que es muy difícil, o casi imposible, coordinar a un equipo completo de investigadores abocados a responder todas las preguntas que plantea un problema alelopático.

Habrá que seguir construyendo una disciplina científica que requiere múltiples bases de sustentación (ecológica, química, microbiológica, edafología, fisiología, bioquímica y biología molecular) con el fin de entender, desde un punto de vista holístico los procesos que se llevan a cabo durante las interacciones bioquímicas entre los organismos.

2. REVISIÓN BIBLIOGRAFICA

2.1 Antecedentes Históricos

Los antecedentes señalan que desde tiempo muy antiguo se han observado casos de Alelopatía.

Plinio (Plinius Secundus, 1 A.D.) observó que el garbanzo (*Cicer arietinum*), la cebada (*Hordeum vulgare*) y la arveja amarga (*Vicia ervilia*) “limpian el suelo cultivable”. Plinio estableció que la sombra del nogal (*Juglans regia*) “es densa y que causa dolor de cabeza en el hombre ya que daña a cualquier cosa plantada en su vecindad; y el pino también mata pastos;...”. La percepción de Plinio de la liberación de sustancias por las plantas es clara cuando escribe que “la naturaleza de algunas plantas a pesar de no ser exactamente mortal es nociva debido a sus mezclas de fragancias o a sus jugos...por ejemplo, el rábano y el laurel son dañinos para la vid; puede inferirse que la vid posee un sentido del olfato y es afectada por las fragancias en un grado prodigioso...”.

Plinio sostuvo además que “el cytisis y la planta llamada Halimon por los griegos mata árboles”. El afirma mas tarde que la mejor manera para matar el helecho (*Pteridium aquilinum*) es romper a golpes el tallo con un palo cuando está en gemación ya que “el jugo que se desliza hacia abajo mata por sí mismo sus raíces”. Sampietro (sf)

El autor señalado anteriormente declaró que Culpeper (1633) declaró que la albahaca (*Ocimum*) y la ruda (*ruta*) nunca crecen juntas ni cerca una de otra. El afirmó también que hay tal antipatía entre la planta de repollo y la vid que una moriría en el lugar donde crece la otra.

Browne en su "Jardín de Cyrus" publicado en 1658, informa que "los malos y buenos efluvios de las verduras promueven o debilitan unos a otros".

La competencia por factores de producción, tales como luz, agua y nutrientes no siempre explica la supresión del crecimiento de plantas en los agroecosistemas (Putnam y Duke, 1978). En ocasiones, se manifiestan interacciones bioquímicas antagónicas a nivel de la zona radical de las especies cultivadas y las malezas asociadas a ellas. Estas interacciones consisten en la producción de sustancias orgánicas, secretadas o excretadas por las plantas y además, por aquellas sustancias que provienen de la degradación de éstas en el suelo (Barceló *et al.*, 1988; Kogan, 1992; Ormeño, 1997; Altieri, 1999).

De Candolle, (1832) Citado por Rice (1974), botánico francés, se preguntó sobre la existencia de inhibidores naturales secretados por las plantas, los cuales inhiben a otros vegetales. Pensó que esas sustancias existían y eran factores importantes en la ecología vegetal.

Sin embargo sus ideas no fueron aceptadas en esa época. Sugirió que los suelos enfermos en agricultura podría deberse a exudados de plantas de cultivo y que la rotación de cultivos podría ayudar a aliviar el problema. Él observó en el campo que la presencia de cardos es nociva para la avena. Igualmente se dio cuenta que la Euforbia es nociva para el lino y que las plantas de centeno lo eran para las de trigo (*Triticum aestivum*).

Pero no fue sino después del 1900 que se condujeron experimentos científicos para estudiar este fenómeno. Es importante destacar que muchas plantas que son conocidas por sus propiedades medicinales presentan también efectos alelopáticos. Pickering, en 1903 citado por Pazmiño (1999) descubrió que las raíces de las plantas secretaban toxinas.

Schreiner y Col.(1911), citado por Sampietro (sf) descubrieron, estudiando suelos fatigados la presencia de productos químicos también presentes en plantas en cultivo y que tenían efectos deletéreos sobre muchas plantas cultivadas.

Massey (1925), citado por Sampietro (sf), observó plantaciones de tomate y alfalfa en un radio de hasta 25 metros del tronco del nogal. Las plantas situadas en un radio de hasta 16 metros morían mientras las situadas mas allá del mismo crecían sanas. Posteriormente se probó que la juglona, una hidroxinaftoquinona soluble en agua causante del color pardo que tiñe las manos de quienes manipulan nueces, provocaba esta fitotoxicidad. En todas las partes verdes de la planta (hojas, frutos y ramas) se encuentra el 4-glucósido del 1,4,5-trihidroxinaftaleno, producto atóxico que luego de ser arrastrado al suelo por las lluvias es hidrolizado y oxidado a juglona . Este compuesto al 0,002% produce inhibición total de germinación de las especies sensibles. La concentración de juglona en el suelo se mantiene por realimentación constante a partir de los árboles de nogal. Por otro lado, no todas las plantas son sensibles a esta sustancia. Especies del género *Rubus* (rosáceas), tales como la zarzamora o la frambuesa, y la gramínea *Poa pratensis* no son afectadas.

Grummer (1961) propuso una designación específica para los diferentes agentes alelopáticos basados en el tipo de planta productora de los mismos y el tipo de planta aceptora , sin embargo no tuvo amplia aceptación.

Según Einhellig (1970) esto sería consecuencia de que frecuentemente la fuente emisora de un compuesto alelopático no se conoce a priori con claridad. Por ejemplo, compuestos liberados por plantas superiores pueden ser alterados por microorganismos en el suelo antes de que ejerzan su acción sobre la planta receptora. (Sampietro, sf)

2.2 Definición de Alelopatía

Alelopatía (del griego *allelon*= uno al otro, del griego *pathos*=sufrir; efecto injurioso de uno sobre otro. (Sampietro ,sf)

Molisch (1937) citado por Rice (1974) define Alelopatía como los efectos perjudiciales o benéficos que son directa o indirectamente el resultado de la acción de compuestos químicos que, liberados por una planta ejercen su acción contra otra.

Molisch (1937) citado por Rice (1974) definió Alelopatía como el proceso por el cual una planta desprende al medio ambiente, uno o varios compuestos químicos ,que inhiben el crecimiento de otra planta que vive en el mismo hábitat o en un hábitat cercano.

Rice (1984), indica que éste fenómeno corresponde a cualquier daño directo o indirecto, de una planta sobre otra a través de la producción de compuestos químicos que escapan al ambiente. El mismo autor Citado por Miller (1996) agrega que el daño o beneficio directo o indirecto es ejercido por una planta sobre otra, a través de la producción de compuestos químicos que son liberados al medio ambiente.

Kimber (1937 a) la define como el grado de inhibición del crecimiento de una planta sobre otra, entre especies diferentes (Kimber, 1973a) y entre cultivares de una misma especie (Guenzi *et al.*, 1967) debido a la liberación de compuestos (Silva ,2002)

Romero(1996) dice que corresponde a la ciencia que estudia las relaciones entre las plantas afines y las que se rechazan. El autor agrega que al utilizar sus ferhormonas se producen efectos aleloquímicos y se rechaza o favorece a su planta vecina, al igual que repele el ataque de plagas y enfermedades que mejoran el desarrollo de su planta vecina.

Alelopatía se refiere a la participación de los procesos de producción orgánica de productos químicos de plantas, hongos, y otros de origen microbiano que influyen en el desarrollo de otras plantas y microbios, ya sea beneficiosa o nocivamente (Macias *et al.*,2003)

Reigosa *et al* (2006) señala que la alelopatía produce compuestos secundarios que son liberados en el medio ambiente a través de volatilización, lixiviación, exudación y descomposición de las raíces de los residuos de la planta en el suelo. Pizarro (1977) ,agrega que

el territorio es una zona limitada, defendida por los animales que la ocupan, en función de sus exigencias de espacio, alimento y reproducción. Este fenómeno está muy extendido en el reino animal, siendo particularmente intenso en ciertos insectos, aves y mamíferos. En algunos casos el territorio se marca con feromonas o con otras secreciones externas. Desde este punto de vista podría considerarse también la Alelopatía como un fenómeno de territorialidad en el mundo vegetal.

En las comunidades bióticas, muchas especies se regulan unas a otras por medio de la producción y liberación de repelentes, atrayentes, estimulantes e inhibidores químicos. Es así como alelopatía se ocupa de las interacciones químicas planta - planta y planta - organismo, ya sean estas perjudiciales o benéficas (Juarez, 2002 ;Pacheco,2005).

Los mismos autores anteriores indican que alelopatía es, el fenómeno que implica la inhibición directa de una especie por otra ya sea vegetal o animal, usando sustancias tóxicas o disuasivas. Agregan que la agricultura biológica hace buen uso de todo esto para proteger los cultivos del ataque de algunos insectos-plagas mediante la intercalación de plantas aromáticas dentro del cultivo.

La alelopatía es el grado de inhibición del crecimiento que provoca una planta sobre otra, entre especies diferentes y entre cultivares de una misma especie a causa de la liberación de aleloquímicos. Los síntomas son reducción de la germinación, menor vigor de la plántula, radículas con escaso desarrollo, muerte de plántulas, amarillamiento de hojas. (Juarez, 2002; Pacheco,2005). Los autores anteriores complementan la definición indicando que algunas plantas tienen la habilidad de producir y emitir a través de las raíces sustancias tóxicas para otras especies vegetales, Otras veces estas sustancias dañinas son debidas a la degradación de restos vegetales.

No se sabe si las sustancias alelopáticas representan un producto final del metabolismo celular o son sintetizados por las plantas con funciones específicas. (Toledo,1995).

Muchas de las sustancias identificadas como alelopáticas están simultáneamente involucradas en la protección o defensa de las plantas contra el ataque de microorganismos e insectos y no se conocen todos los productos con propiedades alelopáticas, tampoco la forma como son sintetizadas. Los más comunes pertenecen a los grupos de ácido fenólicos, cumarinas, terpenoides, flavonoides, alcaloides, glicósidos, cianógenos (derivados del ácido cinámico), taninos, quinonas complejas y derivados del ácido benzoico (Souza y Rodríguez, 1985 , citado por Toledo, 1995)

Después del primer congreso mundial de alelopatía realizado en Cadiz, España, en 1996, la alelopatía quedo definida como: cualquier proceso que envuelva metabolitos secundarios producidos por plantas, algas, bacterias y hongos que influyan en el crecimiento y desarrollo de sistemas biológicos., (Anaya *et al*, 1999)

2.3 Mecanismos de acción alelopática

En el fenómeno de la Alelopatía, las sustancias químicas pueden ser liberadas por medio de las plantas hacia el ambiente a través de diferentes mecanismos, (Tukey, 1996 y Rovira, 1996; Del Moral y Cates, 1971 citados por Diaz *et al.*, 1958 , citados por Vidal, 2005.

Todos estos mecanismo han demostrado ser importantes en el fenómeno de la Alelopatía, produciéndose efectos sobre la germinación y crecimiento de las plantas que viven en el mismo hábitat o en hábitat cercanos (Tukey, 1996 y Rovira, 1996; Del Moral y Cates, 1971 Diaz *et al.*, 1958 , citados por Vidal, 2005)

2.3.1 Exudados Radicales. La reducción en rendimiento observada en algunos cultivos en varios casos se ha atribuido a toxinas liberadas por otros y malezas adyacentes. Se conocen sustancias exudadas por las raíces que reducen la germinación de las semillas, el crecimiento de raíces y brotes, la incorporación de nutrientes y la nodulación. Los exudados radiculares

comprenden únicamente entre el 2-12% del total de fotosintatos de la planta y la mayoría de los agentes alelopáticos conocidos son exudados radiculares. Factores tales como la edad del vegetal, nutrición, luz y humedad influyen cuali y cuantitativamente la liberación de sustancias por las raíces. Sampietro (sf).

Algunos de estos compuestos exudados por las raíces, ejercen un marcado efecto inhibitorio sobre la germinación y el crecimiento de otras especies. La bibliografía establece que éstos compuestos fitotóxicos, son producidos tanto por ciertas especies cultivadas, como por especies no cultivadas, entre las cuales se incluyen ciertas malezas (Putman y Duke, 1974,1978), cita por Vidal,2005

Entre las especies cultivadas que presentan estas características, se pueden citar a : Avena, cebada, maíz, tomate y pepino (Tinín y Muller, 1972;Putman y Duke, 1974; Rice, 1974, 1979;Fay y Duke, 1977; Lockerman y Putman, 1979; Parenti y Rice, 1969).

También son varias las especies no cultivadas y malezas que producen exudados radiculares inhibitorios para otras especies, entre éstas se pueden citar :*Calluna vulagris* (L) Hull.,*Setaria faberii* Herrm., *Sorghum halapense* (L) Pers., *Aristida oligantha* Michx., *Bromus japonicus* Thunb., *Ambrosia artemisiifolia* (L)., *Digitaria sanguinalis* (L) Scop. (Addul-Wahab y Rice, 1967).

Rovira (1969) Citado por Rice, 1976, establece que son varios los factores que pueden afectar los exudados radicales producidos por una especie determinada. Dentro de ellos lo más importante serían: edad de la planta, temperatura, luz, nutrición, medio de cultivo y enfermedades radicales.

2.3.2 Lixiviación de las porciones aéreas. La lixiviación es la remoción de sustancias presentes en la planta por efecto de la lluvia, nieve, niebla o rocío. El grado de lixiviación depende del tipo de tejido vegetal, la edad de la planta y la cantidad y naturaleza de la

precipitación. , Sampietro (sf) ,el mismo autor señala que de esta manera se liberan una gran variedad de agentes alelopáticos de diferente naturaleza tales como compuestos fenólicos, terpenos y alcaloides. Se ha determinado la toxicidad de muchos lixiviados de semillas y hojas sobre plantas silvestres y cultivadas.

Un grupo extenso de sustancias, tales como carbohidratos, aminoácidos, ácidos orgánicos, fenoles y otros compuestos pueden ser arrastrados por acción del agua, desde porciones aéreas de ciertas especies (Tukey, 1969; Putman y Duke, 1978). Algunas de estas sustancias han demostrado ser manifiestamente fitotóxicas al inhibir la germinación de semillas de otras especies y el crecimiento de las plántulas.

Vidal, 2005, señala que algunas especies cultivadas como malezas, en las que se han encontrado efectos inhibitorios debido a la lixiviación de compuestos, tanto de porciones aéreas vivas, como muertas: *Encelia sp.* (Incienso), *Helianthus annuus* L.(Maravilla), *Salvia sp.* (Salvia), *Camelina alyssum* (L) (Nabo francés), *Melilotus alba* Desr (Melilotus), *Rhus sp* (Encinas venenosas), *Juglans sp.* (Nogales), *Brasica nigra* (L) Koch (Mostaza), *Artemisia sp.* (Ajenjo), *Celtis sp.* (Almes), *Bromus sp.* (Pasto del perro), *Brassica napus* L. (Nabo), *Datura stramonium* L. (Chamico), *Cirsium arvense* L. Scop (Cardo del Canadá).

En algunos casos, el compuesto lixiviado puede no ser fitotóxico como tal, sino sólo después de sufrir ciertas transformaciones en el suelo. Así el nogal, libera a través de sus hojas y frutos un glucósido de hidrojoglona, sustancia que no es fitotóxica, pero luego de llegar al suelo es hidrolizada por acción de microorganismos, convirtiéndola en juglona (5-hidroxi-naftoquinona). Este compuesto se ha comprobado que inhibe la germinación y crecimiento de varias especies, tanto herbáceas como leñosas (Whittaker y Feeny, 1971).

Los mismos autores anteriores indican que factores endógenos y exógenos modifican la cantidad y el tipo de sustancia lixiviada desde las partes aéreas de las plantas. Entre los primeros se citan como los más importantes, la edad de la planta, edad del tejido, estado fenológico y

características anatómicas y morfológicas de las hojas. Temperatura, intensidad de luz y lluvia, son mencionados como factores exógenos más relevantes

2.3.3 Descomposición de residuos vegetales. Los residuos en descomposición de la planta liberan una gran cantidad de agentes alelopáticos. Los factores que influyen este proceso incluyen la naturaleza del residuo, el tipo de suelo, y las condiciones de descomposición. Eventualmente las sustancias alelopáticas liberadas por los residuos vegetales en el suelo entran en contacto con las raíces de plantas presentes en el mismo ejerciendo su acción. Los compuestos liberados por la planta al suelo sufren frecuentemente transformaciones realizadas por la microflora del mismo, que pueden originar productos con actividad biológica mayor que sus precursores. Investigaciones utilizando extractos acuosos vegetales han demostrado que los inhibidores solubles en agua presentes en la planta de cultivo pueden ser rápidamente liberados durante el proceso de descomposición.

Una gran parte de las investigaciones concernientes a los estudios de la alelopatía, están relacionadas con la descomposición de residuos de cultivos, debido a la gran masa vegetal que queda sobre el terreno después de recolectarse sus frutos o semillas. Así fue determinada la toxicidad de extractos procedentes de la descomposición de la hoja del trigo, maíz, sorgo, avena, centeno y arroz (Borner, 1960; (Guenzi y Mc Calla, 1962; Patrick 1971; Chou y Patrick, 1976, citados por Diaz *et al.*, 1985).

También la descomposición en el suelo de residuos de malezas anuales y perennes, han generado compuestos orgánicos de marcada toxicidad, manifestada como una reducción en la germinación de semillas o crecimiento de otras especies al ser sembradas en esos suelos. Este hecho ha sido también observado bajo condiciones experimentales en que se ha utilizado el agua de drenaje de recipientes que contenían residuos de malezas en descomposición , (Guenzi y Mc Calla, 1962; Patrick 1971; Chou Y Patrick, 1976,.Citado por Chile agrícola ,1996.

A continuación se citan una serie de malezas que luego de descompuestas en el suelo, han mostrado toxicidad hacia otras especies : *Agropyron repens*_(L.) Beau.(Agropyron), *Shorghum halepense* (L.) Pers.(Maicillo), *Erigeron sp.*(Huilmo), *Chenopodium álbium* L.(Quinguilla), *Aristida sp.* (Coiron), *Brassica nigra* (L.) Koch (Mostaza), *Cyperus esculentus* L. (Chufa amarilla), *Cyperus rotundus* L. (Chufa púrpura), *Cirsium arvense* (L.)Scop. (Cardo del Canadá y *Cynodon dactylon* L. (Pasto bermudas) (Diaz *et al.*1985).

Acomex (1986), en su edición señala que los residuos de cultivos y malezas incorporados al suelo, pueden ser degradados por acción de microorganismos bajo distintas concentraciones de oxígeno. Bajo estas disímiles condiciones las sustancias generadas no son las mismas, variando consecuentemente el efecto inhibitorio de la especie vegetal en estudio. La mayor cantidad de sustancias con características aleloquímicas se ha encontrado cuando el proceso degradativo ocurre con bajos tenores de oxígeno

2.3.4 Volatilización de Compuestos. La liberación de agentes alelopáticos por volatilización está frecuentemente confinada a plantas que producen terpenoides. Los géneros que comúnmente liberan compuestos volátiles incluyen *Artemisia*, *Salvia*, *Parthenium*, *Eucalyptus* y *Brassica* Estas sustancias han demostrado también actividad insecticida y como disuasivos alimenticios. La toxicidad de los compuestos volátiles es prolongada, debido a su adsorción a las partículas del suelo, lo cual les permite permanecer varios meses en él. En ecosistemas de desierto y mediterráneos, la liberación de compuestos alelopáticos a través de volatilización es frecuentemente observada, debido al predominio de altas temperaturas, e influencia la distribución de las especies vegetales. Sampietro, (sf).

2.4 Agentes Alelopáticos. Metabolitos secundarios

Se llama metabolitos secundarios de las plantas a los compuestos químicos sintetizados por las plantas que cumplen funciones no esenciales en ellas, de forma que su ausencia no es fatal

para la planta, ya que no intervienen en su metabolismo primario . Los metabolitos secundarios intervienen en las interacciones ecológicas entre la planta y su ambiente.(León,2002).

Según Rice (1984) ,los metabolitos secundarios se diferencian de los metabolitos primarios en que cada uno de ellos tiene una distribución restringida en el Reino vegetal, a veces a sólo una especie o un grupo de ellas, por lo que muchos de ellos son útiles en Botánica Sistemática.

El mismo autor señala que por muchos años el valor adaptativo de la mayoría de los metabolitos secundarios fue desconocido. Muchas veces fueron pensados simplemente como productos finales de procesos metabólicos, sin función específica, o directamente como productos de desecho de las plantas. En general fueron percibidos como insignificantes por los biólogos por lo que históricamente han recibido poca atención por parte de los botánicos. Muchas de las funciones de los metabolitos secundarios aún son desconocidas. El estudio de estas sustancias fue iniciado por químicos orgánicos del siglo XIX y de principios del siglo XX, que estaban interesados en estas sustancias por su importancia como drogas medicinales, venenos, saborizantes, pegamentos, aceites, ceras, y otros materiales utilizados en la industria. De hecho, el estudio de los metabolitos secundarios de las plantas estimuló el desarrollo de las técnicas de separación, la espectroscopía para dilucidar su estructura, y metodologías de síntesis que hoy constituyen la fundación de la química orgánica contemporánea.

En estudios biológicos más recientes se determinó que la mayoría de los metabolitos secundarios cumplen funciones de defensa contra predadores y patógenos, actúan como agentes alelopáticos (que son liberados para ejercer efectos sobre otras plantas), o para atraer a los polinizadores o a los dispersores de las semillas (Swain 1973,Levin 1976, Cronquist 1977,. Citado por León 2002).

Anaya *et al* (1999) indica que los metabolitos poseen una gran heterogeneidad química. En algunos casos, es sumamente difícil establecer una frontera definida entre metabolitos primarios y secundarios; por ejemplo ,existen muchos aminoácidos poco comunes, que deben ser

considerados como metabolitos secundarios; por el contrario , muchos de los compuestos considerados como secundarios se encuentran presentes en todas las plantas y son esenciales para su sobrevivencia.

El reconocimiento de propiedades biológicas de muchos metabolitos secundarios ha alentado el desarrollo de este campo, por ejemplo en la búsqueda de nuevas drogas, antibióticos, insecticidas y herbicidas. Además, la creciente apreciación de los altamente diversos efectos biológicos de los metabolitos secundarios ha llevado a reevaluar los diferentes roles que poseen en las plantas, especialmente en el contexto de las interacciones ecológicas.

Terpenoides, alcaloides, glucosinolatos y compuestos fenólicos forman parte de las estrategias defensivas de las plantas y afectan el desarrollo de ciertas especies receptoras. Gramíneas (centeno, avena), leguminosas (soja lupino), forrajeras (alfalfa) y malezas (quinoa, senecio, mostaza salvaje) son ejemplos de especies productoras de aleloquímicos en cantidades dependientes de condiciones bióticas y abióticas del entorno.

Estos metabolitos secundarios con potencial aleloquímicos están presentes virtualmente en todas las plantas y en muchas de sus estructuras (hojas, flores, frutos, tallos, raíces, semillas y polen) (Friedman y Waller, 1983; Weston, 1996; citado por Inostroza 2006).

Estas sustancias pueden ser liberadas directamente desde la planta al medio ambiente, a través de lixiviados, exudación radical, volatilización o indirectamente por la descomposición de sus residuos .La fuente de aleloquímicos incluye al mismo tiempo bacterias y hongos del suelo, micorrizas u organismos patógenos. (Seigler, 1996, Kaschel, 2001,) Citado por León, 2002.

Muchos de los metabolitos secundarios presentan funciones múltiples entre las cuales, se encuentra la de evitar la herbivoría, evitar el parasitismo, antifúngicos, antibacteriales, fitotóxicos y como atrayentes para los insectos polinizadores. En forma interna estos metabolitos regulan el crecimiento y desarrollo de la planta y estimulan la germinación (Siegler, 1996; Kaschel, 2001, citado por .Silva, 2002).

Según Anaya *et al*, 1999, cada planta presenta cientos de metabolitos secundarios, la explicación para tal arsenal químico es la diversidad de enemigos naturales que presenta cada planta y por otra parte se ha determinado que para un patógeno es más difícil desarrollar resistencia a una mezcla de compuesto que a un compuesto químico por sí solo.

Los compuestos secundarios con potencial alelopático tiene una gran diversidad química y toman parte en muchos procesos metabólicos. De estos compuestos los fenoles y los terpenoides representan la mayor parte de los aleloquímicos conocidos hoy en día. Los compuestos aromáticos como los fenoles, ácido fenólico, derivados de ácido cinámico, flavonoides y quinonas y taninos han sido identificados como agentes alelopáticos en mayor cantidad de ocasiones que los otros compuestos combinados (Rice,1984; Einhelling,1958;Inderejit,1996; citados por Anaya, 1999).

Anaya *et.al* (1999) , sugiere que el amplio rango de características químicas en los metabolitos secundarios deriva de un grupo de precursores sorprendentemente reducido. Existen tres precursores principales:

1. El ácido shikímico ,precursor de muchos compuestos aromáticos ,incluyendo los aminoácidos aromáticos, los ácidos cinámicos y ciertos polifenoles.
2. Los aminoácidos, que dan origen a los alcaloides y los antibióticos peptídicos incluyendo las penicilinas y las cefalosporinas.
3. El acetato, precursor de los poliacetilenos ,las prstaglandinas,antibióticos macrocíclicos, polifenoles e isoprenoides (terpenos,esteroides y carotenoides),a través de dos caminos biosintéticos totalmente separado.

El mismo autor indica que los precursores de éstos metabolitos secundarios también son utilizados para la biosíntesis de ciertos metabolitos primarios: proteínas, ácidos grasos, etc. Es importante señalar que las reacciones biológicas que están involucradas en la

síntesis de los metabolitos secundarios están catalizados por multitud de enzimas diferentes y, en principio, son reversibles.

Anaya *et al* (1999), sugiere que ha habido diversos intentos de clasificar a los metabolitos secundarios; Law y Regnier(1971) proponen el término semioquímicos (del griego *semion*, que significa marca o señal) para todos los metabolitos secundarios involucrados en las interacciones entre los organismos.

Whittaker y Feeny (1971) realizan una extensa revisión de la naturaleza química de los semioquímicos involucrados en toda la gama de relaciones biológicas entre organismos de la misma y diferente especie ,desde las positivas como el mutualismo y la simbiosis, pasando por las interacciones neutrales, hasta las negativas (desde el punto de vista de individuos) como la depredación, el parasitismo y la competencia.

Según Anaya *et al* (2001), la definición anterior fue modificada y, en la actualidad se acepta una terminología que clasifica mas adecuadamente a los metabolitos secundarios , reconocidos plenamente como verdaderos “transmisores de información” en las relaciones bióticas; esta clasificación considera, además de las ventajas adaptativas y el origen de los compuestos, un análisis de los costos y beneficios. La clasificación de los metabolitos secundarios mediadores de relaciones bióticas, queda como sigue.:

1. Infoquímicos: Todos aquellos compuestos que intervienen, acarreado información, en una relación entre dos organismos y despertando en el receptor una respuesta fisiológica o conductual con carácter adaptativo para uno de los organismos interactuantes o para ambos. Los infoquímicos se subdividen en:

a. Feromonas: Infoquímicos que median una interacción entre organismos de la misma especie, donde el beneficio puede ser para el organismo productor, para el receptor o para ambos.

2. Aleloquímicos: Infoquímicos que median la interacción entre individuos que pertenecen a diferente especie. Se reconocen tres clases de aleloquímicos.

a. Alomonas: Aleloquímicos que son pertinentes para la biología de un organismo (organismo 1) y que al entrar en contacto con un individuo de otra especie (organismo 2), despiertan en el receptor una respuesta conductual o fisiológica que es favorable, desde el punto de vista adaptativo, para el organismo 1.

b. Kairomonas: Aleloquímicos que son pertinentes para la biología de un organismo (organismo 1) y que al entrar en contacto con un individuo de otra especie (organismo 2), despiertan en el receptor una respuesta conductual o fisiológica que es favorable, desde el punto de vista adaptativo, para el organismo 2.

c. Sinomonas: Aleloquímicos que son pertinentes para la biología de un organismo (organismo 1) y que al entrar en contacto con un individuo de otra especie (organismo 2), despiertan en el receptor una respuesta conductual o fisiológica que es favorable, desde el punto de vista adaptativo, para ambos organismos 1 y 2.

2.5 Producción de aleloquímicos

Los aleloquímicos varían desde formas de simples moléculas tales como aminas a complejos flavonoides, conjugados tales como Phlorizina (aislado de raíces de manzano, *Malus*, sp) o alcaloides heterocíclicos, como cafeína (aislada desde el café (*Coffea arabica* L.) (Putnam, 1985; Rice, 1974; Thompson, 1985).

Existen grandes evidencias que ambientes estresantes influyen en la producción de aleloquímicos (Putman, 1983; Rice, 1974; 1979). Además la producción es influida por la intensidad lumínica, disminuyendo en condiciones de sombreado, siendo estimulada bajo condiciones de deficiencia mineral, estrés hídrico y bajas temperaturas. En algunos casos

herbicidas reguladores del crecimiento aumentan la producción de aleloquímicos. La explicación de por qué el estrés frecuentemente realza la producción de aleloquímicos es lógico de asumir, aumentando con ello la complejidad de la alelopatía en la interferencia de la maleza-cultivo y que la competencia por recursos limitados puede aumentar el potencial alelopático o la sensibilidad de la maleza, el cultivo o ambos. Así la competencia y alelopatía no pueden ser consideradas como componentes de la interferencia en un ecosistema de cultivo. (Putman, 1983;Rice, 1974).

La producción de aleloquímicos , según Zimdahl (1999); está asociada con el medio ambiente y el estrés que éste puede ocasionar en la planta , hay evidencias que ratifican que a medida que la planta es sometida a un mayor nivel de estrés, esta produce mayores cantidades de aleloquímicos (Putman, 1983;Rice, 1974).

La actividad alelopática puede ocurrir después de la descomposición de los residuos vegetales, acción en la cual juegan un importante rol los microorganismos del suelo. La presencia de esta posible interacción aleloquímica no niega la validez de la alelopatía, esto solo confirma la complejidad de la tarea de investigar (Putman, 1983;Rice, 1974).

2.6 Naturaleza química de los agentes Alelopáticos

Los agentes alelopáticos son metabolitos secundarios y los compuestos conocidos fueron aislados de las plantas y el suelo. La naturaleza química de los agentes alelopáticos es muy variada. A medida que progresan las investigaciones en el tema se incorporan nuevos grupos de sustancias a las cuales no se les atribuía esta actividad biológica. , Sampietro, (sf) .La mayoría de los compuestos con características de fitotoxinas son considerados por Fraenkel, (1959) y Whittaker (1971) citado por Vidal(2005) como; “Sustancias secundarias, porque aparentemente no desempeñan funciones en el metabolismo básico de los organismos”.

(Diaz *et al.*, 1986;citado por Ormeño, 1999) Estos compuestos son derivados de la ruta del acetato-mevalonato o del ácido shikímico. Las concentraciones de los compuestos en los tejidos depende del ritmo de biosíntesis, almacenamiento y degradación de éstos (Sampietro, sf).

La diversidad de aleloquímicos producidos por las plantas es muy amplia y el rango va desde simples hidrocarburos hasta complejos policiclos aromáticos(Putman, 1988 citado por Weston, 1996; Einhelling, 1996; Seigler, 1996, citado por Vidal ,2005).

En muchos trabajos se indica que los compuestos fenólicos se encuentran frecuentemente involucrados en la acción inhibitoria sobre la germinación o crecimiento de otras plantas (Bengoa, 1983) restos principalmente corresponden a fenoles simples, ácidos benzoico u cinámico y a sus derivados (Rice, 1974).

Los aleloquímicos después de entrar al suelo sufren degradaciones químicas, físicas y biológicas. Estos influyen a menudo en la acumulación límite de aleloquímicos a niveles fitotóxicos la fitotoxicidad de los aleloquímicos depende del movimiento, destino y persistencia en el suelo. (Inderjit, 2001, Citado por Vidal ,2005).

Además de los fenoles se pueden mencionar: Lactonas, quinonas, terpenos, esteroides, cumarinas, flavonoides, alcaloides y cianhidrinas. Al grupo de alcaloides y cianhidrinas pertenece el compuesto amigdalina, que es el que se encuentra en la raíz del duraznero (Bengoa, 1983)

2.6.1 Compuestos Alifáticos. Pocos de estos compuestos son conocidos por su actividad inhibitoria de la germinación de semillas y el crecimiento de plantas. Comprenden varios ácidos (p.ej. oxálico, crotónico, fórmico, butírico, acético, láctico y succínico) y alcoholes (tales como metanol, etanol, n-propanol y butanol) solubles en agua, que son constituyentes comunes presentes en plantas y suelo. Bajo condiciones aeróbicas los ácidos alifáticos son rápidamente metabolizados en el suelo, por lo cual no pueden considerarse una importante fuente de actividad alelopática (Inderjit, 2001, Citado por Vidal 2005).

2.6.2 Lactonas no saturadas .La psilotina y psilotinina son producidas por *Psilotum nudum* y *Twesiperis tannensis*, respectivamente. La protoanemonina es producida por varias ranunculáceas y son poderosos inhibidores de crecimiento aunque el rol de estos compuestos en alelopatía no se conoce completamente (Inderjit, 2001, Citado por Vidal 2005).

2.6.3. Lípidos y ácidos grasos .Existen varios ácidos grasos tanto de plantas terrestres como acuáticas que son inhibitorios de crecimiento vegetal. Se pueden citar entre otros los ácidos linoleico, mirístico, palmítico, láurico e hidroxiesteárico. Su rol en alelopatía no está completamente investigado. (Inderjit, 2001, Citado por Vidal 2005).

2.6.4 Compuestos aromáticos. Estos comprenden la mas extensa cantidad de agentes alelopáticos. Incluye fenoles, derivados del ácidos benzoico, derivados del ácido cinámico, quinonas, cumarinas, flavonoides y taninos (Inderjit, 2001, Citado por Vidal 2005).

2.6.5 Ácido benzoico y derivados. Derivados del ácido benzoico tales como los ácidos hidroxibenzoico y vainílico, están comúnmente involucrados en fenómenos alelopáticos. Dentro de las especies que los contienen se pueden citar el pepino, la avena (*Avena sativa*) y el sorgo. También se detectó la presencia de estos frecuentemente en el suelo (Inderjit, 2001, Citado por Vidal 2005).

El 6,7-dimetoxi-2-benzoxalinona (DMBOA), como el 6-metoxi-2-benzoxalinona (MBOA) aislados de brotes de *Secale cereale* L., modifican la afinidad de la auxina, al sitio receptor de la membrana de destino (Seigler, 1996, citado por León, 2002).

2.6.6 Acido cinámico y sus derivados .La mayoría de estos compuestos son derivados de la ruta metabólica del ácido shikímico y están ampliamente distribuidos en las plantas. Se identificó la presencia de los mismos en pepino, girasol (*Helianthus annuus*) y guayule (*Parthenium argentatum*). Otros derivados de los ácidos cinámicos tales como clorogénico, cafeico, p-cumárico, y ferúlico están ampliamente distribuidos en el reino vegetal y son inhibitorios de una

gran variedad de cultivos y malezas. Los efectos tóxicos de estos compuestos son pronunciados debido a su larga persistencia en el suelo y muchos derivados del ácido cinámico han sido identificados como inhibidores de la germinación. (Seigler, 1996, citado por León, 2002).

2.6.7 Quinonas y derivados .Varias de las quinonas y sus derivados provienen de la ruta metabólica del ácido shikímico. El ejemplo clásico de estos compuestos es la Juglona y naftoquinonas relacionadas que se aislaron del nogal .La quinona sorgoleone, extraída de raíces de la especie *Sorghum sp.* y la juglona extraída de *Juglans regia* afectan primariamente producción de ATP. El sitio de acción de sorgoleone es el complejo fotosistema II, al bloquear el flujo de electrones entre el citocromo b y c₁ (Einhellin, 1984 citado por León ,2002).

2.6.8 Cumarinas. La cumarina están presentes en muchas plantas. La metil esculina fue identificada en *Ruta, Avena e Imperata*. Compuestos tales como escopolina, escopoletina y furanocumarinas tienen capacidad inhibitoria del crecimiento vegetal, (Einhellin, 1984 citado por Inostroza 2006).

2.6.9 Flavonoides. Una amplia variedad de flavonoides tales como floridzina (producida por *Malus* y algunas ericáceas) y sus productos de degradación tales como glicósidos de quempferol, quercetina y myrcetina son agentes alelopáticos bien conocidos. (Einhellin, 1984 citado por Inostroza ,2006).

2.6.10 Taninos. Los taninos, tanto los hidrolizables como los condensados, tienen efectos inhibitorios debido a su capacidad para unirse a proteínas. Taninos hidrolizables comunes tales como los ácidos gálico, elágico, trigálico, tetragálico y quebúlico están ampliamente distribuidos en el reino vegetal. La mayoría están presentes en suelos de bosques en concentraciones suficientes para inhibir nitrificación. Los taninos condensados, los cuales se originan de la polimerización oxidativa de las catequinas, inhiben las bacterias nitrificantes en suelos forestales y reducen el ritmo de descomposición de la materia orgánica el cual es importante para los ciclos de circulación de minerales en el suelo. (Einhellin, 1984 citado por Inostroza ,2006).

2.6.11 Fenoles simples Los compuestos fenólicos con propiedades aleloquímicas corresponden a fenoles simples, ácido benzoico y cinámico y a sus derivados (Rice, 1974). A continuación se presentan una lista de compuestos fenólicos detectados en distintas especies.

- Ácido cafeico en : *Kochia scorparia* (L.) Schard, *Salsola kali* L., *Parthenium hysterophorus* (L.), *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Cyperus esculentus* L., *Cyperus rotundus* L., *Ambrosia spp.* Y residuos de cultivos.

-Ácido.t-cinámico ha sido encontrado en residuos de cultivos.

-Acido clorogénico en: *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., *Sorghum halapense* (L.) Pers., *Helianthus annuus* L., *Ambrosia spp.*, *Salsola kali* L., *Parthenium hysterophorus* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Gallium mollugo* L., *Celtis laevigata* Willd. Y residuos de cultivos.

- Ácido P-curámico en : *Sorghum halapense* (L.) Pers., *Celtis laevigata* Willd., *Imperata cylindrica* (L.) Beauv., *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Cyperus esculentus* L., *Cyperus rotundus* L., y residuos de cultivos.

-Ácido Ferúlico en: *Camelina alyssum* (L.) Thell, *Kochia scorparia* (L.) Schard, *Salsola kali* L., *Cyperus rotundus* L., *Cyperus esculentus* L., *Celtis laevigata* Will., *Parthenium hysterophorus* L., *Calluna vulgaris* (L.)Hull. Y residuos de cultivos.

-Por su parte el ac. Gálico ha sido encontrado en : *Euphorbia corollata* L., *Euphorbia supina* Raf., *Camelina alyssum* L., y residuos de cultivos.

-El compuesto p-hidroxibenzaldehido en: *Sorghum halapense*_(L.) Pers., *Imperata cilíndrica* (L.) Beauv. Y residuos de cultivo.

-El ácido. P-hidroxibenzaldehido en: *Camelina alyssum* L., *descomposición de raíces de manzano*, *Imperata cilíndrica* (L.) Beauv., *Cyperus rotundus* L., *Cyperus esculentus* L., *Imperata cilíndrica* (L.) Beauv. y residuos de cultivos.

-Ácido Vanílico en: *Camelina spp.*, *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Parthenium hysterophorus* L., *Cyperus rotundus* L., *Cyperus esculentus* L., *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. y residuos de cultivos.

-Ácido gentísico en : *Celtis laevigata* Willd., *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Imperata cilíndrica* (L.) Beauv.

- Ácido siríngico en: *Agropyron repens* (L.) Beauv. y residuos de cultivos.
- La vanilina en: *Agropyron repens* (L.) Beauv. y residuos de cultivos.

2.7 Mecanismo de acción de los compuestos alelopáticos

Debido a la diversidad de naturalezas químicas de los diferentes agentes alelopáticos, no existe un mecanismo de acción único que explique la manera en que éstos afectan a la planta receptora, Sampietro, (sf)

El mismo autor sugiere que la comprensión del mecanismo de acción de un compuesto alelopático determinado tiene varios inconvenientes. En condiciones naturales las cantidades en que se encuentran disponibles muchas de estas sustancias son inferiores a las que presentan actividad en bioensayos en laboratorio. Esto se debe a que frecuentemente existen interacciones sinérgicas y aditivas, lo cuál dificulta determinar la actuación de cada compuesto. Esa presencia mínima de sustancia también dificulta su recuperación para ser utilizados en estudios de efectos fisiológicos y a nivel subcelular. Estudiando un agente alelopático en particular, muchas veces es difícil diferenciar efectos secundarios de la causa primaria de acción. La importancia del estudio de cómo actúan estas sustancias es evidente si se tiene en cuenta que son aproximadamente sólo doce los sitios moleculares de acción conocidos de los herbicidas actualmente utilizados en agricultura y entre las malezas es logarítmico el ritmo de aparición de resistencias a los productos comerciales en uso. Se deduce fácilmente que la utilización de sustancias con nuevos sitios de acción diferentes a los explotados hasta el momento permitiría reducir el impacto de éste problema.

La literatura brinda alguna comprensión de los mecanismos de acción de agentes alelopáticos pero, por todo lo señalado anteriormente, falta todavía más claridad respecto a cómo afectan el crecimiento de las plantas receptoras. Los más estudiados hasta el presente en este aspecto son los compuestos fenólicos Sampietro,(sf).

Según Einhellig, si bien muchos compuestos fenólicos actuarían a nivel celular simultáneamente en varios blancos alterándola fisiológicamente, parece que algunos efectos son mas importantes que otros y es central la acción que estas sustancias tienen sobre membrana plasmática para provocar la interrupción de la mayoría de los restantes procesos en que están involucrados (Figura 5).

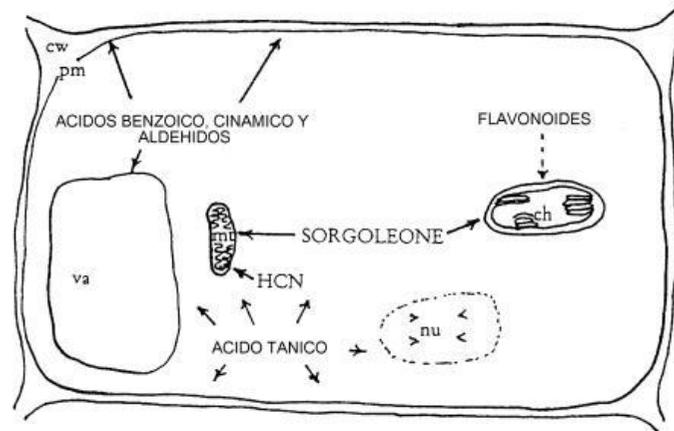


Fig. 5: Modelo que ilustra los sitios de acción de agentes alelopáticos del sorgo en la fisiología celular. Algunos sitios primarios de acción deletérea están sugeridos por flechas. cw = pared celular; ch = cloroplasto; mt = mitocondria; nu = núcleo; pm = plasmalema; va = vacuola

Es una aproximación interesante seguir la trayectoria de estas sustancias a través de la planta mediante moléculas de las mismas marcadas con C^{14} . Esto permite entender a qué partes son predominantemente transportados y en qué tejidos es factible que ejerzan su acción. Los primeros estudios de este tipo mostraron que semillas en germinación de lechuga y cebada son capaces de incorporar cumarina y los ácidos cinámico, cafeico y ferúlico. Otros trabajos con plantines indican que los ácidos salicílico, ferúlico y p-hidroxibenzoico son rápidamente extraídos de medios nutritivos y traslocados a través de la planta. Desgraciadamente, no se han utilizado moléculas marcadas con radioisótopos para la mayoría de los agentes alelopáticos. (Sampietro, sf)

Los compuestos alelopáticos pueden ser selectivos en su acción o la planta selectiva en su respuesta. Estas consideraciones se complican aun más, por la presencia en una planta de mas de un compuesto activo. Por ejemplo , la especie *Shorghum* sp contiene glicósido cianogénicos, taninos, flavonoides, quinonas y ácidos fenólicos , todos los cuales tiene actividad inhibitoria y la mayoría de ellos producen diferentes lesiones en la planta (Einhelling y Eckrich, citado por Inostroza 2006).

A menudo compuestos estructuralmente simples, tales como, los componentes volátiles de las hojas verdes (hidrocarburos, alcoholes, aldehidos, cetonas, esterres y furanos, acompañados al mismo tiempo por monoterpenos y fenilpropanoides) pueden tener un fuerte efecto alelopático. Uno de los componentes de esta mezcla en muchas plantas es el (E)-hexenal, el cual en una concentración de 20.8 Mm, inhibió completamente la germinación de semillas de *Lycopersicum esculentus* L. (Bradow y Cornnick,1990, citado por Inostroza 2006).

En los párrafos siguientes se describen diferentes aproximaciones destinadas a comprender los mecanismos de acción de estas sustancias, según (Sampietro , sf).

2.7.1 Alteraciones hormonales. Los compuestos fenólicos pueden reducir o incrementar la concentración de Acido Indol Acético (AIA), una fitohormona del grupo de las auxinas. Monofenoles tales como los ácidos p-hidroxibenzoico, vainílico, p-cumárico y siríngico reducen la disponibilidad de AIA promoviendo su decarboxilación. En contraste, muchos di y polifenoles (p. ej. los ácidos clorogénico, cafeico, ferúlico y protocatéuico) sinergizan el crecimiento inducido por AIA suprimiendo la degradación de la hormona. Estos resultados sugirieron que existiría un control en los niveles de AIA a través del balance entre mono y polifenoles. La enzima polifenoloxidasas, actúa sintetizando polifenoles a partir de fenoles simples. Su actividad regularía por tanto la destrucción y preservación de la auxina.

Ciertos glicósidos de flavonoides como la naringenina, la 2',4,4'-trihidroxichalcona y la floridzina estimulan fuertemente enzimas del tipo AIA oxidasa, involucradas en la degradación de auxinas.

Los ácidos hidroxámicos 6,7-dimetoxi-2-benzoxazolinona (DIMBOA) y 6-metoxi-2-benzoxazolinona (MBOA) modifican la afinidad de unión de las auxinas a sitios receptores de unión de las mismas a membrana. Esta actividad guarda correlación con la inhibición de crecimiento inducido por auxinas en secciones de coleótilo de avena. Por ello se ha propuesto que la toxicidad de los ácidos hidroxámicos sería debida a la interferencia que provocan en la actividad normal de las auxinas.



Fig. 4: Modelo propuesto para relacionar la acción deletérea de aleloquímicos fenólicos. Las flechas sugieren un impacto negativo sobre los procesos y las superposiciones sombreadas implican interacciones probables entre dominios.

El etileno es una importante hormona vegetal cuya síntesis es estimulada por las auxinas en muchos tipos de células vegetales. A pesar de los efectos observados sobre los niveles de éstas últimas descritos anteriormente, hasta el presente no se han detectado cambios que se espera provocarían los mismos sobre los niveles de etileno. Es importante destacar que el etileno

se puede considerar también un agente alelopático, siendo liberado en cantidades significativas por los residuos vegetales en descomposición con capacidad para provocar retardo en la elongación de tallos y raíces.

Varios compuestos fenólicos inhiben la acción de otras fitohormonas, las giberelinas, ya sea por unión a la molécula hormonal o por bloqueo del proceso mediado por las mismas. Se sabe que los ácidos ferúlico, p-cumárico, vainílico y las cumarinas inhiben el crecimiento inducido por giberelinas. Muchos taninos también lo hacen, provocando paralelamente una reducción en la síntesis de enzimas hidrolíticas tales como la amilasa y la fosfatasa ácida en endosperma de semillas de cebada. En simiente de maíz el ácido ferúlico provoca un efecto similar.

El ácido abscísico (ABA), es una hormona vegetal cuyo incremento en la planta normalmente está asociado a una condición de estrés fisiológico. Un estrés hídrico conduce a un incremento en los niveles de esta sustancia provocando el cierre de estomas. Aparentemente la cumarina y varios flavonoides tienen actividad antagónica contra el efecto inhibitorio del ABA y estimulan el crecimiento inducido por el ácido giberélico. La inhibición de crecimiento de plántulas de pepino debida a ácido ferúlico y otros compuestos fenólicos ha sido correlacionada con el incremento en los niveles de ácido abscísico.

En definitiva, parece que muchos compuestos fenólicos son capaces de provocar alteraciones en el balance hormonal de la planta receptora, lo cual en ciertos casos conducen a una inhibición del crecimiento. Tal vez, algunas sustancias de esta naturaleza de origen endógeno tengan algún rol en la regulación del crecimiento en la propia planta productora (Figura 4).

2.7.2 Efectos sobre la actividad enzimática. Existen muchos compuestos alelopáticos con capacidad de modificar ya sea la síntesis o la actividad de enzimas tanto *in vivo* como *in vitro*. La mayoría de estas sustancias han demostrado un efecto dual sobre la regulación de la actividad

enzimática. Provocan un incremento en ésta última cuando se encuentran en bajas concentraciones. En la situación opuesta se observa una reducción de actividad. Por ejemplo, plántulas de maíz tratadas con ácido ferúlico mostraron un incremento en los niveles de enzimas oxidativas (peroxidasas, catalasa y ácido indol acético oxidasa) junto con una elevación de enzimas de la ruta del ácido shikímico tales como fenil alanina amonio liasa y la cinamil alcohol deshidrogenasa involucrada en la síntesis de compuestos fenilpropanoides. También al ácido ferúlico se le atribuye la inhibición de enzimas hidrolíticas tales como amilasa, maltasa, invertasa, proteasa y fosfatasa ácida involucradas en la movilización de material de alimento.

2.7.3 Efectos sobre la fotosíntesis. Se han realizado experimentos con plantas enteras, suspensiones de células y cloroplastos para averiguar si los agentes alelopáticos eran capaces de inhibir el proceso fotosintético. Bioensayos con *Abutilon theophrasti* y *Lemna minor* demostraron que varios ácidos derivados del benzoico y el cinámico (p. ej. el ácido ferúlico), escopoletina y clorogénico en bajas concentraciones eran capaces de inhibir la fotosíntesis de plantas enteras.

Experimentos con suspensiones de células foliares de *Abutilon theophrasti*, mostraron que el ácido ferúlico, p-cumárico, clorogénico y vainílico son capaces de inhibir la fotosíntesis con concentraciones de los aleloquímicos menores a las requeridas para planta entera. Es necesario aclarar que el efecto inhibitorio del agente alelopático sobre la fotosíntesis no necesariamente acontece en los eventos primarios del proceso, sino como resultado de una modificación en los niveles de clorofila o por cierre de los estomas y la subsecuente reducción en la provisión de CO₂ vital para la producción de fotosintatos.

En soja los ácidos ferúlico, vainílico y p-cumárico reducen el contenido de clorofila. En sorgo, las mismas sustancias no provocan esa disminución. Los ácidos ferúlico, p-cumárico y otros cinámicos a bajas concentraciones revierten el cierre de estomas mediado por ABA y estimulan la fotosíntesis. A concentraciones altas, sin embargo, provocan el cierre de los estomas e inhibición del proceso fotosintético.

La experimentación con cloroplastos permite eliminar la interferencia de los factores indicados. Los ácidos fenólicos actúan en concentraciones relativamente altas inhibiendo el transporte de electrones lo que sugeriría según Einhellig que el sitio blanco de acción de estas sustancias es otro. Ciertos flavonoides parecen interferir en la organización funcional o estructural del cloroplasto. El quemferol, por ejemplo, aparentemente actúa como un inhibidor de transferencia de energía, impidiendo la síntesis de ATP. Un caso especial son las quinonas. Existen compuestos sintéticos de esta naturaleza que son empleados como herbicidas. Algunas de origen natural son reconocidos agentes alelopáticos como el sorgoleone y la juglona. El sorgoleone, una benzoquinona presente en los exudados radiculares de sorgo, a concentraciones similares a las empleadas con el herbicida atrazina, es capaz de desacoplar el transporte de electrones en el fotosistema II. La juglona afecta también la evolución del oxígeno en el cloroplasto, sin aparentemente desacoplar la fotofosforilación. Compuestos de otro tipo como el alcaloide gramina también provocan desacople en el transporte de electrones.

2.7.4 Efectos sobre la respiración. Para estudiar el efecto de los aleloquímicos sobre la respiración, normalmente se ensayan los mismos sobre suspensiones mitocondriales. Entre los compuestos fenólicos el orden de mayor a menor actividad es quinonas > flavonoides > cumarinas > ácidos fenólicos. Las quinonas sorgoleone y juglona son efectivos inhibidores a muy baja concentración. Nuevamente el sorgoleone afecta el transporte de electrones, mientras que la juglona afecta la incorporación mitocondrial de oxígeno.

Flavonoides tales como la quercetina, naringenina y umbeliferona inhiben la producción de ATP en la mitocondria.

2.7.5 Efectos sobre procesos asociados a membranas

Los derivados de los ácidos benzoico y cinámico tienen profundos efectos sobre las membranas. Son capaces de provocar cambios en la polaridad lo cual provocaría alteraciones en

la estructura y permeabilidad de las mismas. Otras sustancias como el ácido hidroxibutírico también presente en rastros, provoca efectos similares.

Los ácidos fenólicos tienen un efecto directo sobre la incorporación de iones. Todos los ácidos benzoicos y cinámicos implicados en alelopatía inhiben el ritmo de incorporación de fósforo y potasio en raíces cortadas. También algunos flavonoides inhiben la absorción mineral. La inhibición de las ATPasas de membranas y la alteración en la permeabilidad de las mismas pueden contribuir a la reducción en la incorporación mineral. Estudios en sorgo muestran que el ácido ferúlico reduce los niveles de fósforo y potasio en la parte aérea y las raíces de la planta después de 3 a 6 días de tratamiento. Los contenidos de magnesio, hierro y calcio también se ven afectados. Se conocen efectos aditivos sobre la incorporación de minerales como el observado en la incorporación de fósforo por plantas de pepino (*Cucumis sativus*) cuando se las trata con una mezcla de los ácidos ferúlico, vainílico y p-cumárico.

Los ácidos fenólicos también pueden alterar el contenido de minerales en la planta receptora. En Caupí (*Vigna sinensis*) bioensayos mostraron que los ácidos cafeico, siríngico, y protocatéuico reducen los contenidos en nitrógeno, fósforo, potasio, hierro y molibdeno, pero los niveles de magnesio no son alterados. Experiencias a lo largo de 7 semanas con el ácido clorogénico en *Amaranthus retroflexus* mostraron alteraciones en los contenidos minerales de ésta especie. Los niveles de fósforo descendieron y se incrementaron los de nitrógeno, sin sufrir alteraciones los de potasio.

Los ácidos fenólicos y las cumarinas alelopáticas también provocan alteraciones en el contenido de agua en la planta. Para estudiar su variación se determinaron las relaciones de isótopos de carbono asimilados en tejido foliar. Se observó una alteración crónica en la eficiencia en el uso del agua por exposición sostenida a diferentes aleloquímicos fenólicos a concentraciones cercanas a las que inhiben el crecimiento. Por ejemplo, el ácido ferúlico reduce la incorporación de agua por las raíces. Paralelamente, eleva los niveles endógenos de ABA.

También se ha demostrado que combinaciones de estos compuestos son capaces de provocar el mismo efecto.

2.7.6 Efectos sobre el medioambiente . Los aleloquímicos son continuamente sintetizados y degradados en una planta sana, pudiendo su producción estar bajo el control genético.(Swain, 1977, citado por Inostroza 2006).

Sin embargo, es común que los estrés tanto bióticos como abióticos , durante el crecimiento de una planta a menudo incrementan la producción de metabolitos secundarios (Einhellin,1996). Es así como, la producción de los aleloquímicos esta influida por la intensidad lumínica. La deficiencia de minerales, el estrés hídrico, las temperaturas extremas, enfermedades, la aplicación de herbicidas, entre otros factores. El aumento del estrés inducido por los aleloquímicos , también afecta la duración del efecto alelopático, debido a ello se complica el manejo de la alelopatía en sistemas de cultivos (Einhelling y Elater, 1988, citado por Inostroza 2006).

Debido a que, la concentración de los aleloquímicos en la solución suelo puede verse disminuida por los factores antes señalados, los compuestos aislados de las plantas o sus lixiviados, a menudo no reproducen los efectos alelopáticos observados en ellas (Seigler, 1996,citado por Inostroza 2006).

A diferencia de efectos biológicos, frente a una concentración dada de un compuesto en particular, es complicada por las variables medioambientales, tales como limitación de nutrientes, temperatura, humedad del suelo, otros aleloquímicos y la densidad de plantas receptoras que pueden afectar la respuesta de esta a los aleloquímicos (Einhelling y Eckrich, 1984;Weidenhamer y Romeo,1989; citado por Inostroza 2006).

2.8 Efectos alelopáticos científicamente comprobados

2.8.1.Efectos alelopáticos entre especies herbáceas cultivadas . De Candolle ya en 1932, había sugerido que ciertos problemas visualizados en los cultivos, podían deberse a exudados de los mismos, y que una adecuada rotación de especies probablemente reduciría el problema. Schereiner y colaboradores publicaron a principio de siglo, una serie de investigaciones por las cuales se pone en evidencia, la producción de toxinas por ciertas especies cultivadas, las que inhibían el crecimiento de otras (Rice, 1974, 1979).

Diversas experiencias realizadas por M^cCalla y Dulley (1949), demuestran los efectos inhibitorios del mulch de paja de trigo sobre la germinación y crecimiento del maíz. Los autores sugieren que estos efectos detrimental posiblemente sean el resultado de una acumulación de toxinas presentes en el material vegetal, mas las generadas por microorganismos que profusamente se desarrollan en este tipo de situaciones.

Guenzi y Mc Calla, (1962); Guenzi y Norstadt, (1967),Citado por Silva, 2002, determinaron que los residuos de trigo afectan la germinación y crecimiento de plántulas de trigo. Comprueban también que la fitotoxicidad debida a la descomposición de dichos residuos, era manifiesta durante un cierto tiempo declinando luego, y que ese período era distinto para cada una de las especies estudiadas.

Chou *et.al* (1987) identifican una serie de compuestos que son generados en el proceso de descomposición de residuos de trigo y maíz. Los extractos obtenidos a partir de dicho material en el proceso de degradación, así como muchas de las sustancias encontradas inhibieron la germinación de la lechuga y el crecimiento de plántulas de trigo.

También se ha demostrado que la descomposición de residuos de centeno, bajo condiciones naturales de campo, generan una serie de toxinas que inhiben la germinación de

semillas de lechuga y la respiración de plántulas de tabaco (Patrick y Koch, 1958; Patrick y Koch, 1958; Patrick y Zinder, 1963; Chou y Patrick, 1999).

Efectos similares han sido encontrados luego de la descomposición de residuos de arroz. En este caso se produjeron sustancias que inhibieron el crecimiento radical en plántulas de lechuga y arroz (Chandramohan *et al* , 1973; Chou y Lin, 1976).

Generalmente se asumía que el efecto detrimental de la incorporación de material vegetal al suelo sobre el crecimiento de las plantas, se debía a una inmovilización del nitrógeno debido al marcado incremento de la flora microbiana (Kimber, 1973).

Al estudiar el crecimiento de plantas de trigo en parcelas con distintos niveles de fertilización, y cantidades variables de paja del mismo cereal, se dedujo que tanto la inmovilización del nitrógeno debido al marcado incremento de la flora microbiana (Kimber, 1973).

Confirmando las suposiciones de Mc Calla y Dulley (1949), de que ciertas sustancias fitotóxicas serían producidas por microorganismos saprofitos en los procesos de descomposición de la materia orgánica, Norstadt y M^C Calla (1963) y M^C Calla y Haskins (1964), aislaron de suelos con rastrojo de cultivos, numerosos hongos que generaban sustancias inhibitorias del crecimiento del maíz.

Nielsen *et al* (1960) , determinaron que extractos acuosos obtenidos del heno de alfalfa y de *Phleum pratense* L. Inhibían marcadamente la germinación y crecimiento de plántulas de maíz, soya y avena. De la misma forma los trabajos de Overland (1966), demostraron que los exudados radicales de Cebada inhibían la germinación y crecimiento de varias especies, entre ellas el Tabaco.

León (2002), confirmó que la especie *Medicago sativa*, manifiesta un efecto alelopático sobre algunas de las especies vegetales existentes en el cultivo de alfalfa en la zona sur del país.

2.8.2. Efectos alelopáticos de malezas sobre especies cultivadas .Los trabajos de Grummer y Beyer (1960) , demostraron que cuando la maleza *Camelina alyssum* Thell., crecía, aún en pequeña proporción, junto al cultivo de lino, la producción de éste se reducía considerablemente. Con la aplicación de lluvia artificial se comprobó que las plantas de lino que crecieron en las proximidades de la maleza, redujeron su contenido en materia seca en relación al testigo. Sin embargo, las plantas testigos, presentaron el mismo grado de infestación de la maleza, pero no recibieron lluvia artificial, y el agua de riego les fue suministrada directamente al suelo. Los autores encontraron que la especie *Camelina sativa* (L.) Grantz, también produjo el mismo efecto inhibitorio sobre el cultivo de lino. Estudios posteriores demostraron que las sustancias fitotóxicas no eran producidas y luego exudadas por la especie del género *Camelina*, sino que eran formadas por bacterias que crecían e la superficie de las hojas y que utilizaban como sustrato los compuestos exudados por las hojas de esas plantas.

Muller (1970) , determinó que *Salvia leucophylla* Greene, ejercía un marcado efecto alelopático sobre plantas que crecen en su vecindad, inhibiendo la germinación o su crecimiento . De acuerdo a estos autores la inhibición se debía a la acción de sustancias aromáticas volátiles que por acción del agua de lluvia eran lixiviadas al suelo. Lo mismo fue comprobado por Altieriy Doll (1978), para la especie *Salvia reflexa*_Hornem., cuyos lixiviados de hojas inhibieron la germinación y crecimiento del trigo.

Bendall (1975) , comprueba que extractos acuosos tanto de raíces como partes aéreas de *Cirsium arvense* (L.) Scop., inhibieron la germinación y el crecimiento de *Trifolium subterraneum* L. ,_*Lolium perenne*_L. y *Hordeum distichon* L. Estos resultados según el autor concuerdan con lo observado en campos infestados con esta maleza, donde las fitotoxinas presentes en el suelo hacen difícil la implantación de dichas especies forrajeras. Trabajos posteriores determinaron que la descomposición en el suelo de los residuos de dicha maleza,

afectaban el crecimiento de la remolacha azucarera, trigo, alfalfa, maíz, frijol pepino y cebada (Stachon y Zimdahl, 1980; Wilson, 1981, citado Por Ormeño,1997)

Reducciones en el crecimiento de productividad de cultivos de maíz y soya infectados con *Setaria faberii*_Herrm., han sido documentadas por Guenzil y Norstad (1967). Dichos autores atribuían a la competencia los fenómenos observados. Estudios posteriores por Bell y Koepppe (1972) , demostraron que estas mermas en la productividad y tamaño de las plantas en parte, se debían fenómenos alelopáticos. Los resultados de sus investigaciones probaron que los exudados radiculares de plantas jóvenes de esa maleza no afectaban el crecimiento de plantas de maíz. Sin embargo, los exudados radicales de plantas adultas y los lixiviados obtenidos de raíces muertas y de plantas adultas enteras, inhibieron significativamente el crecimiento en altura de las plantas de maíz y la producción de materia fresca y seca, Citado Por Ormeño,1997.

El mismo autor agrega que efectos alelopáticos de *Euphorbia esula*_L. sobre tomate, fueron comprobados Steenhagen y Zimdahl (1979). Dichos autores observaron una reducción en el crecimiento de las plantas de tomate, cuando éstas fueron cultivadas en suelos que habían estado infestados con esa maleza, o cuando raíces o partes aéreas de la maleza fueron agregadas al medio de cultivo.

Efectos alelopáticos producidos por *Agropyron repens*_(L.) Beauv., sobre la germinación o crecimiento de varias especies herbáceas cultivadas, son presentadas por Comedla Ykotheimer (1957) y Welbank (1963). Experimentos realizados a nivel de campo demostraron efecto inhibitorio de esta maleza sobre el crecimiento del maíz, independiente de la dosis de fertilización agregadas (Bandeeny Buchholtz, 1967,citado por Ormeño, 1999).

Se comprobó que hojas y rizomas de la maleza, contenían toxina que afectaban el crecimiento de plantas de alfalfa. Además, se determinó que existía una relación entre temperatura, tiempo de descomposición de los residuos y el grado de toxicidad observado (Toai y Linscott, 1979). Posteriormente , estos mismos autores, aislaron de los rizomas una fitotoxina,

que según dichos autores podría tratarse de un glucósido, que inhibió el crecimiento radicular de plántulas de maíz, avena, pepino y alfalfa, Ormeño (1999).

Friedman y Horowitz (1970) encuentran que lixiviados provenientes de suelos en que se colocaron a descomponer residuos de *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Cyperus rotundus* L. y *Sorghum halapense* (L.) Pers. Inhibieron el crecimiento radicular de plántulas de trigo y cebada. Los mismos autores en 1971, determinaron nuevamente efectos inhibitorios de *Cyperus rotundus* L. al observar que tanto extractos acuosos como metabólicos de esa maleza afectaban negativamente la germinación y el crecimiento radicular de cebada, aunque fue advertido que la elongación radicular era estimada con los mismos extractos diluidos. La germinación de la cebada y del algodón también fue reducida cuando sus semillas fueron sembradas en suelos que habían sido previamente infestados con la maleza. De la misma forma se determinó que extractos y residuos de *Cyperus esculentus* L, agregados al suelo redujeron el crecimiento del maíz y de la soya (Drost y Doll, 1980). Estos autores, concluyeron que los extractos de *Cyperus rotundus* L., *Sorghum halapense* (L.) Pers. y *Wedelia glauca*_(Ort.), reducían el crecimiento radicular de plantas de tomate particularmente en suelos poco aireados, (Chou,1999)..

Varias investigaciones muestran la existencia de toxinas en rizomas y raíces de *Cynodon dactylon* (L.) Pers. y que en sus extractos acuosos pueden inhibir la germinación de diversas especies forrajeras y la germinación o el crecimiento radicular del pepino, del tomate, de la lechuga y maíz (Chou , 1999).

Alejos y Gliessman (1980), comprobaron tanto a nivel de campo como en laboratorio, que la germinación del maíz se retrasaba cuando se sembraba en suelos en que previamente había vegetado *Bidens pilosa* L., observándose también una reducción en su biomasa.

Las especies *Digitaria sanguinalis* (L.) *Imperata cilíndrica* (L.) ;Beauv.; *Lolium multiflorum* Lam.; *Panicum repens* L.; *Avena fatua*_L., son citadas por diversos autores como

malezas que han manifestado ejercer un efecto alelopático sobre distintas especies herbáceas cultivadas (Gressel y Holm, 1964; Tinnin y Muller, 1971).

Extractos de la hoja la especie *Rumex crispus* presentan efectos alelopáticos sobre el trigo y el arroz, inhibiendo su germinación. En el caso del trigo también se produce una reducción en el crecimiento, lo que conlleva a menores rendimientos. Munovich(1990); citado por Müller(2001).

Según Qasem (1995);Müller (2001), los extractos de raíz de *Rumex crispus* inhibe y reducen la germinación de plantas de trigo cuando se incorpora raíz seca en el suelo, apreciándose mayor sensibilidad al efecto alelopático en los retoños que en las raíces.

La cebada y la avena son otras especie de la familia de las gramíneas que ven inhibida su germinación en un 50% y en un 34% respectivamente, debido a los extractos de romaza (Muninovic, 1987; Citado Por Ormeño,1999).

2.8.3. Efectos alelopáticos de malezas sobre malezas. Según Slebe, 2000 y citado por Inostroza 2006, *Agrostis capillaris* manifiesta interferencia sobre la longitud de plántulas de *Spergula arvensis* y *Brassica napus*; sobre el índice de velocidad de germinación en *Lolium perenne* y *Spergula arvensis* y en el porcentaje de germinación en *Spergula arvensis*.

Arrhenatherum elatius ssp. *Bulbosum* manifiesta interferencia sobre la longitud de plántulas de *Spergula arvensis*, *Triticum eastivum* y *Senecio vulgaris*, sobre el índice de velocidad de germinación en *Rumex acetosella*, *Avena sativa* y *Senecio vulgaris*.

Rumex acetosella, manifiesta interferencia sobre la longitud de plántulas en *Spergula arvensis*, *Brassica napus*, *Rumex acetosella*, *Avena sativa*, *Lolium perenne* y *Triticum aestivum*; sobre el índice de velocidad de germinación en *Spergula arvensis*, *Avena sativa*, *Senecio*

vulgaris y *Triticum aestivum* y sobre el porcentaje de germinación en *Spergula arvensis*, *Brassica napus*, *Trifolium pratense*, *Avena sativa* y

Según un estudio realizado por Slebe (2000) ; citado por Sol. F, 1995 extracto aéreo de *P. Persicaria* estimuló el porcentaje de germinación de *R. Crispus* y *S. Oleraceus* y la velocidad de germinación de *R. Crispus*. Por otra parte, los extractos radicales de *P. Persicaria* provocaron un mayor índice de velocidad de germinación en *R. Crispus* y *C. Leucanthemum* y una disminución en el porcentaje de germinación de *P. Persicaria*.

El extracto foliar de *Polygonum persicaria* estimula el desarrollo de materia seca de *Soleraceus* y reduce la materia seca de *C. Vulgare* y *H. Radicata* (Slebe, 2000; citado por Inostroza 2006).

Con respecto a la especie *Polygonum aviculare* L. Chou (1999), menciona que es un problema serio en cultivos y praderas en todo el mundo. Esta planta presenta una alta agresividad sobre algunos pastos, los cuales mueren o se desarrollan escasamente. Al realizar experimentos, se identificaron algunos compuestos alelopáticos que corresponden a fenoles y nueve ácidos grasos, los cuales se encuentran en las plantas vivas y en los residuos de material vegetal en proceso de descomposición en el suelo.

Estudios realizados por Einhellig y Rasmussen (1973), citado por Slebe (2000); citado por Inostroza (2006). señalan que la especie *Rumex crispus* , libera tres tipos de compuestos fenólicos que no pudieron ser identificados, Saleh(et al), (1993), indica que los aleloquímicos presentes en *Rumex crispus* _son flavonoides.

Los mismos autores señala que el extracto aéreo de *Rumex crispus* _causa estímulo en el porcentaje de germinación en las especies *C. Leucanthemum* , *Rumex crispus* y *S. Arvensi*. El extracto de origen radical, por su parte, estimuló el porcentaje de germinación de *S. Oleraceus*.

En los casos de *R. Acetosella* y *Polygonum riu*, el porcentaje de germinación y el índice de germinación fueron inhibidos.

El extracto aéreo de *Rumex crispus*, estimuló la altura de planta de *C. leucanthemum*, *Raphanus sativus* y el largo de raíz de *Plantago lanceolata*. Hubo una reducción de la altura de planta de *Polygonum persicaria* y una disminución en el largo radical de *S. Oleraceus*. El extracto radical de *Rumex crispus* aumento el largo de raíz de *Plantago lanceolata* y lo disminuyó para *S. Arvensis*; la altura de la planta de *C. Leucanthemum* y *Persicaria* se vio disminuida (Slebe,2000;citado por citado por Inostroza 2006).

2.8.4. Efectos alelopáticos entre árboles frutales. La reimplantación de algunas especies frutales, inmediatamente después de la remoción de huertos adultos, ha sido reconocida como perjudicial en la bibliografía Europea y Americana (Proebsting y Gilmore 1941; Proebsting, 1950; Koch, 1955; Rice, 1974).

Proebsting y Gilmore, 1941, indicaban que el examen de una gran número de huertos de duraznero replantados en California, mostraba diferencias muy marcadas en su comportamiento , que iban de un completo éxito a un rotundo fracaso. Según estos autores las disímiles respuestas en el crecimiento no podían ser correlacionadas con variaciones de clima, tipos de suelo o practicas culturales diferentes.

Para determinar si algún mecanismo alelopático estaba involucrado realizaron una serie de ensayos. El primero consistió en hacer crecer en invernadero plantas de duraznero, en recipientes conteniendo suelo tamizado de procedencia distintas, de un huerto con problemas por replante y de un lugar donde nunca antes había sido cultivada esa especie frutal. Después de un período de tiempo analizaron distintos parámetros de crecimiento, no encontrándose diferencias significativas entre ambas situaciones. (Rice, 1974).

Sin embargo, cuando posteriormente a los recipientes conteniendo suelo virgen, les fue agregada una determinada cantidad de raíces de duraznos, las plantas que crecían en ellos mostraron una marcada reducción, tanto en su altura como en su peso total (Rice , 1974).

La segunda experiencia consistió en hacer crecer plantas de duraznero, almendro, damasco y ciruelo mirabolán en un suelo en que plantas adultas de duraznero habían sido removidas. En este caso se comprobó que las plantas de ciruelo mirabolán crecieron vigorosamente, las de damasco y almendro lo hicieron satisfactoriamente y las de duraznero mostraron un crecimiento restringido. Según Koch (1955), los síntomas de autoalelopatía en duraznos han sido: crecimiento retardado, eventual acaparamiento, diversos grados de clorosis intervenal y paralelamente las raíces muestran decoloración y necrosis.

Síntomas similares a los descritos por Koch (1955), en duraznero, fueron observados por Borner (1955), en árboles jóvenes de manzano cuando se plantaron en suelos en que ésta especie frutal había crecido por espacio de uno a dos años (Rice, 1974). Dicho autor realizó una serie de investigaciones conducentes a evaluar los efectos de residuos de raíces de manzano sobre el crecimiento de plantas jóvenes de la misma especie e identificar las toxinas involucradas. Para ello plántulas de manzano siberiano fueron plantadas en un medio de cultivo al que se le agregó corteza de raíces de plantas adultas. Se constató que tanto los ápices de crecimiento como las raíces de las plantas jóvenes de manzano fueron marcadamente inhibidos. Estudios preliminares indicaron que compuestos fenólicos estaban presentes en el medio de cultivo donde se agregó corteza de maíz. Al ser extraídos con éter y cromatografía se caracterizaron los siguientes compuestos: florizina, florelina, floreglucinol y los ácidos p-hidroxibenzoico y p-hidroxicinámico.

El mismo autor determinó los compuestos que se encontraron en el suelo al que se le había adicionado raíces de manzano. Inmediatamente después de agregar las raíces al suelo sólo se detectaban florizina, luego de dos días se encontró además de florizina, floretina, floroglucinol y p-hidroxicinámico y entre ocho a quince días sólo se detectó floroglucinol y p-

hidroxibenzoico. Es de hacer notar que el ácido p-hidroxibenzoico sólo fue encontrado en el medio de cultivo del ensayo anterior, no así en el suelo de este último experimento. (Rice, 1974).

Analizando los resultados obtenidos, el citado autor infiere que la florizina es el único compuesto de los nombrados precedentemente presente en la raíz, y que el resto de los compuestos detectados son formados a partir de él en los procesos de descomposición microbiológica, cuya secuencia de transformación sería la siguiente:

Posteriormente, fue encontrado que el hongo *Penicillium expansum*, detectado en suelos que contienen hojas y raíces de manzano pueden sintetizar dos compuestos fitotóxicos: patulin (lactona) y una sustancia enólica no determinada. Dichas sustancias han sido halladas tanto en suelos no esterilizados e inoculados con el hongo (Borner, 1963)

2.8.5. Efectos alelopáticos de especies herbáceas sobre especies frutales. Los primeros antecedentes de efectos alelopáticos causados por plantas herbáceas sobre árboles frutales, fueron establecidos por Pickering en 1917 y 1919 (Rice, 1974). El trabajo consistió en hacer crecer algunas gramíneas en recipientes y, con el agua de drenaje, regar plantas de manzano que crecían en otras maceras, con esto se observó que las plantas frutales mostraban un crecimiento restringido. Al no existir fenómenos de competencia entre las gramíneas y el frutal, el autor postuló que sustancias tóxicas formadas por los pastos son las responsables de la inhibición. Cubbon en 1925, observó un efecto similar en plantas jóvenes de vid cuando crecían junto a plantas de centeno. Como este menor crecimiento persistía aún, cuando suficiente cantidad de agua y nutrientes se les había suministrado, el autor supuso que esta inhibición fue consecuencia de fitotóxicas exudadas por las raíces del cereal (Putnam y Duke, 1978).

Bergamini, encontró diferencias significativas en altura y diámetro del tronco de plantas de duraznero que crecieron en recipientes a cuyo suelo se le agregó raíces secas y molidas de alfalfa y trébol rosado. El autor concluye que sustancias presentes en éstas especies o formadas durante el proceso de descomposición microbiológica son las responsables del crecimiento restringido del frutal (Putman y Duk, 1974).

En los trabajos de Aharonni *et al*, (1969) , se observó que el crecimiento de plantas jóvenes de citrus se retrasaba, cuando éstas fueron regadas con agua de drenaje proveniente de suelos infestados con *Cynodon dactylon* (L.) Pers. De la misma forma Horowitz y Friedman (1971), sugirió que los efectos detrimentales provocados por *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Cyperus rotundus* L. y *Sorghum halpense*_(L.) Pers. sobre plantas jóvenes de cítricos, se debían por lo menos en parte, a fitotoxinas generadas por las malezas. Citado Macías *et al*.,2003 .

2.9 Metodología utilizada en la investigación en Alelopatía

Para determinar propiedades alelopáticas en plantas, habitualmente se evalúa en primera instancia, a nivel de campo o por antecedentes bibliográficos, en aquellas especies que presentan algún potencial de capacidad de interferencia alelopática. Luego continúa una fase experimental en donde se verifican las propiedades alelopáticas sobre otra planta. Finalmente, confirmadas estas propiedades, se procede a la identificación del compuesto. Debido a que esta última etapa es de alta complejidad, ya que presenta un alto costo y toma tiempo efectuarla, no siempre se llega a determinar qué aleloquímicos o aleloquímicos están actuando (Anaya *et al*., 2001 Citado por Senn ,2006).

Según lo señalado por Sampietro (sf), en forma general la investigación el aleopatía comprende las siguientes dos etapas:

Fase biológica-ecológica

Fase química-analítica

2.9.1 Fase biológica –ecológica: Se observa si en condiciones de campo existe una aparente interacción negativa severa entre plantas. Esta puede visualizarse , entre otros, como zonas de suelo desnudo alrededor de vegetación arbustiva, cobertura vegetal rala bajo un grupo de árboles, persistencia de un estado particular dentro de la sucesión vegetal, o impedimento del desarrollo o reducción del rendimiento en un cultivo infestado con una maleza agresiva en particular.

El siguiente paso es determinar si es competencia, Alelopatía u otro proceso (un patógeno vegetal, una plaga) es responsable de la reducción de crecimiento observada en la especie afectada. Normalmente si el efecto observado no puede atribuirse a variables físicas ambientales (pH, temperatura, nutrientes minerales y contenido de agua), ni a los procesos indicados anteriormente, se considera que la Alelopatía es la causa. A continuación, debe determinarse el mecanismo de liberación y el camino por el cual se mueven el supuesto aleloquímicos en el medio. Los métodos de extracción deben tratar de simular las rutas de entrada de las sustancias tóxicas al entorno natural.

Procedimientos drásticos como los que involucran el uso de solventes orgánicos o agua en ebullición no son recomendables. Estos pueden llevar a la detección de fitotoxinas que en condiciones naturales están física o químicamente juntas de tal forma que no podrían actuar en la inhibición de crecimiento vegetal.

Para el estudio de una Alelopatía en particular debe establecerse un bioensayo estándar seleccionando especies testigo convenientes y se bioensayan los compuestos colectados anteriormente evaluando cambios en tamaño y peso en los órganos de éstas. Son frecuentes los bioensayos de germinación de semillas y crecimiento de plántulas. También se ha diseñado bioensayos con plantas enteras como *Lemna minor*. Las especies testigo se seleccionan de acuerdo al objetivo que se persigue, que puede ser entre otro corroborar la sensibilidad a un aleloquímicos de una supuesta especie receptora que se observó en campo. Es aconsejable seleccionar especies que presenten germinación uniforme, sensibilidad a gran variedad de aleloquímicos a bajas concentraciones de los mismos y crecimiento rápido. E esta manera en el análisis estadístico de la información se pueden obtener bajos coeficientes de variación y la mas alta significación para los parámetros de crecimiento mensurables como longitud de raíz y vástago (Senn ,2006).

2.9.2 Fase química analítica Si un efecto fitotóxico puede demostrarse a través de los bioensayos, se procede al aislamiento e identificación de los aleloquímicos responsables.

Métodos de concentración y aislamiento se dirigen de acuerdo a la actividad biológica observada en bioensayos acoplados a ellos. La disponibilidad de técnicas tales como la cromatografías en capa fina, en papel, líquida de alta presión (HPLC) y gaseosa acoplada a espectrómetros de masas, permiten la identificación de la mayoría de los compuestos aislados. Por último, una vez identificado el agente alelopático, debe detectarse su presencia en la parte del entorno (aire, suelo, solución del suelo) a través de la cual estaría ejerciendo su acción en la concentración adecuada para causar la inhibición de la planta receptora. Esto es especialmente problemático, ya que los compuestos biológicamente activos frecuentemente se encuentran en concentraciones muy bajas en el suelo, lo cual dificulta la extracción y detección de los mismos.

Muchos autores enfatizan que no se puede emplear una sola técnica para probar la presencia o no de un fenómeno alelopático. Los criterios expresados anteriormente, considerados en conjunto, pueden ser muy útiles en la evaluación de la naturaleza de un fenómeno de interferencia en particular. Citado por Senn (2006).

2.10 Metodologías empleadas para detectar potencial alelopático.

La bibliografía especializada en estudios alelopáticos contiene una diversidad de técnicas para el descubrimiento de inhibidores que pueden funcionar como reguladores de la germinación de semillas, crecimiento y desarrollo de las plantas. Las metodologías más comúnmente utilizadas en estudios alelopáticos son las que se describen a continuación: (Putman y Duke, 1974, Citado por Zanetti, 2004)

2.10.1 Método de los extractos acuosos Este método consiste en la recolección de sustancias alelopáticas, las que en una etapa posterior son aplicadas en forma de extracto a diversas concentraciones a las plantas receptoras. El método más comúnmente usado para la extracción de sustancias alelopáticas es con agua fría a través del simple remojo de una parte seca o viva de la planta. Luego de la extracción, el material es filtrado o centrifugado antes del bioensayo en placas Petri. En todas las técnicas de extracción con agua fría, la metodología simula a la natural

liberación de componentes por la acción de la lluvia sobre el material vegetal en pie o caído, también hay un método similar, que usa agua caliente para aumentar la difusión de sustancias químicas. Las plantas también pueden ser molidas en solventes acuosos para la extracción, pero estos métodos tienen restricción ya que destruyen la integridad celular, permitiendo inducir la liberación de materiales ricos en azúcar, sales, ácidos orgánicos, componentes nitrogenados, aminoácidos, enzimas, nucleótidos y ácidos nucleicos, todos los cuales en circunstancias particulares, han sido referidos como tóxicos para el crecimiento de plantas, además esta forma de extracción no ocurre en condiciones naturales. Los extractos pueden obtenerse además, a partir de residuos de plantas en descomposición y suelos cultivados (Linpinska,2000;citado por Zanetti,2004).

2.10.2 Método de los exudados radicales. Esta metodología consiste en evaluar el efecto de exudaciones radicales de una especie dadora sobre otra receptora, comúnmente se realiza recepcionando exudados desde plantas dadoras en crecimiento, las que han sido regadas con agua destilada, para posteriormente distribuir la solución sobre el sustrato en donde se encuentren establecidas plantas receptoras. Varias técnicas de ensayo han sido usadas para detectar la presencia de sustancias inhibitorias en exudados radicales, éstas han incluido el uso de agar como un medio de crecimiento para examinar la presencia de sustancias químicas activas dejadas en el agar, método de análisis conocido como ECAM (equal-compartment-agar-method), el cual consiste básicamente, según Wu *et al.*(2000), en una técnica de laboratorio que permite simular la liberación constante y natural de los aleloquímicos desde plantas vivas donantes hacia un medio de cultivo inerte y sin nutrientes. Se menciona otro método consistente en la utilización de arena como sustrato, donde plantas dadoras y receptoras , son puestas en contacto y los efectos de una son evaluados tempranamente en el otro grupo de plantas en desarrollo, antes de la competencia por factores de crecimiento. Otra alternativa, como se ha mencionado, es utilizar plantas dadoras creciendo en sustratos inertes por un tiempo determinado, posteriormente el lixiviado obtenido, es aplicado a plantas en recipientes, ya sea en placas en petri, suelo, arena u otro sustrato. En estas metodologías se recomienda prevenir diferencias en la cantidad de agua aplicada o en el suelo de nutrientes para que el efecto

observado pueda ser atribuido a toxicidad química (Putman y Duke, 1974; Citado por Zanetti, 2004).

Los métodos de análisis son determinantes para la evaluación inicial del potencial alelopático de los cultivos (Inderjit y Weston, 2000; Malik, 2000; Citado por Zanetti, 2004). El mismo autor agrega que hasta ahora son varios los métodos de análisis de bioensayos usados, dentro de los cuales destacan:

- a) Adición de extractos acuosos de especies alelopáticas (dadoras) a otras sensibles (receptoras)
- b) Crecimiento de especies dadoras y receptoras juntas en ambientes controlados
- c) Evaluación en terreno con infestaciones naturales de malezas
- d) Análisis químicos de posibles aleloquímicos aislados de cultivos
- e) Analizar el efecto de residuos vegetales en descomposición de la especie dadora, sobre la receptora

Estos métodos requieren de un extenso período de evaluación de estrés que alterarían la producción de aleloquímicos, variando así los resultados de los ensayos y difícilmente separarían el componente alelopático del competitivo.

2.11 Factores a considerar en estudios de potencial alelopático.

Es necesario considerar una serie de factores para tener resultados confiables en los bioensayos de un estudio de Alelopatía (Inderjit y Weston, 2000; citado por Zanetti, 2004).

- a) El componente alelopático debe estar separado del componente competitivo entre las plantas, ya que en las interacciones alelopáticas, algunas sustancias tóxicas son aportadas por una planta al ambiente, efectuando el crecimiento de otras; mientras que en las interacciones competitivas, una fuente de crecimiento es removida desde el ambiente por una planta, de

manera que dichas fuentes de crecimiento son reducidas por las otras plantas. Por otra parte, la Alelopatía y la competencia ocurren simultáneamente, por lo tanto, sería muy difícil separar ambos componentes al evaluar en terreno el potencial alelopático de las especies involucradas.

b) Para la Alelopatía química, la contaminación por microorganismos debería evitarse, ya que éstos podrían toxificar aquellos aleloquímicos no tóxicos y detoxificar aquellos fitotóxicos.

c) Debería ser considerada en mayor grado la actividad alelopática, durante la etapa temprana de crecimiento de las plantas, ya que la interacción entre cultivo y maleza o entre las distintas especies de un policultivo, es crítica en este período. Al respecto, Wu *et al.* (2000), señala que las especies de malezas pueden ser alelopáticamente suprimidas mediante plantas cultivadas durante el establecimiento de cultivos. Éstas ganarán, consecuentemente, una ventaja sobre las malezas.

d) Se debería desarrollar una técnica para simular la liberación natural de aleloquímicos desde las plantas vivas dadoras, hacia un medio de crecimiento.

Inderjit y Weston (2000); citado por Zanetti, 2004, señalan que hay especies estándar, reportadas como sensibles a aleloquímicos, que permiten comprobar la existencia del potencial alelopático de una especie, dentro de las cuales se cita : *Lactuca sativa*, *Raphanus sativus* y *Lemna minor*. No obstante la actividad alelopática de los cultivos, evaluada en estas especies, en ocasiones, no representa la respuesta de ciertas especies, ya que como lo indican Wu *et al.* (2000), se ha demostrado que las especies que se evalúan, difieren significativamente en su sensibilidad a la fuente alelopática.

2.12 Utilización de la alelopatía en la agricultura

Asociación entre especies cultivadas con especies alelopáticas. Ormeño (1999), citando a Radosevich y Holt (1984); citado por Senn ,(2006); indica que las malezas son plantas que en su permanente asociación con los cultivos, han co-evolucionado y por ende, desarrollado una serie de mecanismos de sobrevivencia, de manera de perpetuarse exitosamente. El autor agrega que son muchas las especies de malezas que contienen aleloquímicos, los que en la práctica producen efectos inhibitorios dramáticos sobre las plantas cultivadas. Por otra parte, Altieri (1995), Ormeño (1999), Wu *et al* ., (1999) Olofdotter *et al* ., Anaya (1999) y Chou (1999).; citado por Senz (2006), citando a varios autores, reportan que son numerosas las especies cultivadas que presentan efectos alelopáticos sobre alguna malezas.

Rice (1979), indica que varios cultivos presentan efectos alelopáticos sobre algunas malezas, ejemplo de ellos son: maiz sobre *chenopodium album* y *Amaranthus retroflexus* ; Avena sobre *C. Album* y *Erisimum acheiranthoides*; trigo sobre *C. Album* y *Sinapsis arvensis*; arveja sobre *C. Album* y *cebada sobre S. Arvensis, Stella media y capsella bursa- pastoris*.

Ormeño (1999), realizando estudios comparativos de los efectos inhibitorios del centeno, trigo y avena, sobre especies gramíneas y latifoliadas concluyó lo siguiente: a) Ni el trigo, ni la avena inhiben el crecimiento de la maleza gramínea, no así las plantas de centeno que la reducen significativamente, b) las especies de hoja ancha fueron suprimidas, tanto por las patas de avena como por las de centeno, siendo las plantas de trigo incapaces de inhibir el crecimiento de las malezas, Senn (2006).

2.12.1 Cultivos de cobertura alelopáticos. Se llama cultivo de cobertera a la técnica de sembrar especies herbáceas perennes o anuales en cultivos puros o mezclados para cubrir el suelo durante todo o parte del año (Altieri, 1995), Al respecto, Gñiessman (1986,1987), Amador y Gliessman (1989) citado por Chou (1999) , Anaya (1999) y Senn (2006), señala que corresponde a una forma intensiva de siembra múltiple, donde dos o mas cultivos crecen simultáneamente en áreas próximas.

Wu *et al.*, (1999), evaluó el efecto competitivo y alelopático de cubiertas vegetales de especies pratenses y árboles frutales. Las especies pratenses evaluadas fueron *Bromus catharticus*, *Dactylis glomerata*, *Lolium multiflorum*, *L. perenne*, que presentaban el mejor efecto excluyente de malezas de los huertos de manzano, perales y bananeros de Australia. El autor agrega que, el grado de fitotoxicidad variaba con las especies.

Fuentes (1999), reporta la actividad de la incorporación de residuos de centeno, sobre las malezas presentes en el cultivo de trigo posterior, obtuvo como resultado que la materia seca de las malezas, evaluada 114 días después de la siembra de trigo, fue menor en aquellos tratamientos donde se incorporó una mayor cantidad de residuos del cereal, al compararlo con los tratamientos con menor cantidad y el testigo sin incorporación de residuo.

3. CONCLUSIONES FINALES

En la literatura, la reciente investigación en alelopatía está referida a evaluaciones de accesiones de especies cultivadas, sobre especies sensibles. Las interacciones alelopáticas son diversas entre las especies vegetales .

Estudios han demostrado que la Alelopatía ocupa un rol importante en las sucesión de malezas perennes.

La alelopatía ha sido indicada como uno de los factores que influyen sobre los patrones de la vegetación y sobre procesos ecológicos como la fijación de nitrógeno. A medida que se avance en amplitud y profundidad dentro de esta ciencia, se abrirán nuevas alternativas para el control de malezas y otras plagas en los ecosistemas agrícolas ,y para el uso mas eficiente de la naturaleza

El proceso alelopático es una realidad, ocurre en la naturaleza en todas las direcciones, son numerosos los compuestos identificados como aleloquímicos . La mayoría son productos del metabolismo secundario. El conocimiento de la estructura química de los metabolitos secundarios es esencial para determinar su actividad biológica.

.La bibliografía en Alelopatía contiene una diversidad de técnicas para el descubrimientos de inhibidores que pueden funcionar como reguladores de la germinación de semillas , como regulador crecimiento y desarrollo de las plantas

Los residuos de cultivos y malezas incorporados al suelo, han demostrado que al ser degradados por acción de microorganismos bajo distintas concentraciones de oxígeno han demostrando su acción alelopática frente a otros cultivos

El uso de herbicidas naturales puede ser de gran importancia en la agricultura limpia, ya que se ocupan recursos naturales renovables, y se disminuyen los costos, esta práctica debe ser cada vez mas introducida en nuestra agricultura .ya que existen muchos controladores con acción alelopática, .

En Chile; no es posible categorizar alelopáticamente un cultivar con un propósito práctico, ya que la fuerza alelopática dador- receptor, es dependiente de la variabilidad genética, heredabilidad de la característica e interacción con el ambiente en relación con una especie de maleza en particular.

En este sentido, la información generada tiene un carácter orientador que puede ser útil en un proceso de mejoramiento genético de cultivares .

La investigación en alelopatía a incrementado, a pesar de las dificultades para distinguir entre interferencia química y competencia por recursos. A medida que se avanza en amplitud y profundidad en esta ciencia, se puede generar nuevas alternativas para el control de malezas, enfermedades y plagas en los ecosistemas agrícolas.

4. RESUMEN

El uso de agroquímicos ha permitido aumentar notablemente los rendimientos y rentabilidad de los cultivos, pero el uso constante de estos puede alterar el medio biológico existente en el suelo, además de encarecer la producción. Es por eso que diversos científicos buscando alternativas que den con ventajas económicas y medioambientales han encontrado en la Alelopatía una solución que es un fenómeno de gran importancia en la ecología y supervivencia de las plantas.

La gran cantidad de sustancias orgánicas que son liberadas por las plantas, así como el gran número que proviene de la descomposición de ellas en el suelo, forman parte de una fantástica guerra de acciones e interacciones. Dichas sustancias son denominadas aleloquímicos o metabolitos secundarios.

Es por esta razón que la investigación en alelopatía ha ido en aumento, a pesar de las dificultades para distinguir entre interferencia química y competencia por recursos. A medida que se avanza en amplitud y profundidad en esta ciencia, se puede generar nuevas alternativas para el control de malezas, enfermedades y plagas en los ecosistemas agrícolas.

5 .LITERATURA CITADA

- Acomex** (Ene-Mar 1985), (no. 9) p.16-19 Alelopatía, fenómeno de gran importancia en la ecología de las plantas. Marcelo Kogan, Verónica Díaz, Ricardo Bengoa
- Acomex** (Ene-Mar 1986) (no. 12) p. 25-29 Alelopatía fenómeno de gran importancia en la ecología de las plantas. V.D., M.K., R.B.
- Addul-Wahad, A.S. and Rice, E.L. 1967.** Plant inhibition by Johnsongrass and its possible significance in old-field succession. Bull.Torrey Bot.Club.94:486-497.
- Alejos, M. y Gliessman.S.D., 1980.**El potencial alelopático del cadillo (*Bidens pilosa* L) en relación con su manejo en el cultivo del maíz (*Zea Mays* L) en Congreso Nacional de la ciencia de las malezas.Mexico Memoria.
- Allelopathy chemistry and Mode of Allelochemicals** Edited by Francisco A. Macías, Juan cg Galindo, José mg Molinillo, and Horace G
- Altieri, M. 1995.** Agroecología. Bases Científicas para una Agricultura Sustentable. Golden Horn Press, Berkeley. 281p.
- Altieri, M. 1999.** Agroecología. Bases Científicas para una Agricultura Sustentable. Montevideo. Nordan-Comunidad. 338p.
- Anaya, A. 1999.** Allelopathy as tool in the management of biotic resources in Agroecosystems. Critical Reviews in Plant Sciences 18:697-739.
- Anaya, A. y Cruz-Ortega, R. 2001.** La alelopatía: algunos estudios de caso y posibles aplicaciones. *In:* Anaya, A., Espinosa-García, F. y Cruz-Ortega, R. (eds). Relaciones químicas entre organismos: aspectos básicos y perspectivas de su aplicación. Instituto de Ecología, UNAM. Plaza y Valdés, S.A. de C.V. México. pp. 33-68.
- Bednall, B.H. 1968.** The problems of lower volume associated with second rotations in *Pinus Radiata* plantations in South Australia. Woodsn and Forest Dept., South Australia, Bull N°17.
- Börner, H. (1963).** Untersuchungen über die Bildung antiphytotischer und antimikrobieller Substanzen durch Mikroorganismen im Boden und ihre mögliche Bedeutung für die Bodenmudigkeit beim Apfel (*Pirus malus* L.) II. Der Einflutz verschiedener Factoren auf die Bildung von Patulin und einer phenolischen Verbindung *Penicillium expansum* auf Blatt und Wurzelrückständen des Apfels.*Phytopathol. Z.*49,1-28.

- Chile Agrícola** (Ago 1984) v. 9 Alelopatía: Herbicidas naturales en el manejo de la cero labranza. Carlos Crovetto L. p. 210-211
- Chou, Ch., Hwang, S., Peng, C., Wang, Y., Hsu, F. and Chung, N.** 1987. The selective allelopathic interaction of pasture-forest intercropping in Taiwan. *Plant Soil* 98:31-41. Original no consultado, compendiado en Cab Abstract.
- Chou, Ch.** 1999. Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18:609-636.
- Díaz, V., Kogan, M. y Bengoa, R.** 1985. Alelopatía. Fenómeno de gran importancia en la ecología de las plantas. I: Conceptos generales. *Revista Aconex* 9:16-19.
- Duke, S., Smeda, R. and Weston, L.** 1997. Potential for utilization of allelopathy for weed management. *In: Palestras e mesas redondas. XXI Congresso Brasileiro da ciência das plantas daninhas.* 6 a 11 de julho de 1997.
- Fuentes, R.** 1999. Alelopatía: uso potencial en el manejo integrado de malezas. En: Buscando el equilibrio. V Jornadas científicas de estudiantes de agronomía. Universidad Austral de Chile. 4, 5, 6 y 7 de septiembre.
- Gümmer,G.** 1961. The role of toxic substances in the interrelation hips between higher plants.*Symp.Soc.Exp.Biol.* 15,219-228.
- Grümmer,G., and Beyer,H.** 1960,The influence exerted by species of *Camelina* on flax by means of toxic substances. In "The Biology of Weeds"(J.L. Harper,ed.), pp.153-157.Blackwell,Oxford.
- Inostroza,T.** 2006. Efecto alelopatico de extractos de exudados radicales del cultivar de trigo (*Triticum aestivum* L.) sobre maleza *Rumex acetosella*.Temuco.Chile.
- Kimber, R.W.L, 1973**,Phytotoxicity from plant residues.III The effect of toxins and nitrogen immobilization on the germination and growth of wheat.plantand soil.38:543-555.
- Macías,F.A., Galindo, J.,Molinillo, J.,and Horace ,G.** 2003,Allelopathy chemistry and Mode of Allelochemicals.
- McCalla, T.M., and Duley,F.L.**1949, Stubble mulch studie.III.-Influence of soil microorganism and crop residues on the germination,growth and direction of rootbgrowth of corn seedlings. *Soil Sci-Soc. Amer., Proc.*14,196-199.
- McCalla,T.M., and Haskins, F.A,** 1964, Phytotoxic substances from soil microorganisms and crop residues.*Bacteriol.Rev.*28,181-207.

- Miller, D.** 1996. Allelopathy in Forage Crop Systems. *Agronomy Journal* 36:854-859.
- Molisch, H.** 1937. Der einfluss einer pflanze auf die andere-Allelopathie. Fisher, Jena
- Muller, C.H.** (1970). Phytotoxins as plant habitat variables. *Recent advances in Phytochemistry* 3, 106-121.
- Müller, H.** 1999. Potencial alelopático de *Dactylis glomerata* L., *Holcus lanatus* y *Lolium perenne* L. En: Buscando el equilibrio. V Jornadas científicas de estudiantes de agronomía. Universidad Austral de Chile. 4, 5, 6 y 7 de septiembre.
- Muller, H.** 2001. Efecto alelopático de residuos de *Dactylis Glomerata* H. lanatus L., y *Lolium perenne*. Jornadas científicas de estudiantes de agronomía. Universidad Austral de Chile. 4, 5, 6 y 7 de Octubre,
- Nielsen, K.F., Cuddy, T., and Woods, W.** 1960. The influence of the extract of some crops and soil residues on germination and growth. *Can. J. Plant Sci.* 40, 188-197.
- Ormeño, J.** 1992. Efectos alelopáticos del centeno (*Secale cereale* L.) sobre malezas que crecen normalmente asociadas a cereales. XI Congreso de la Asociación Latinoamericana de Malezas (ALAM). Viña del Mar. 23-27 de noviembre.
- Ormeño, J.** 1997. Aplicación de la alelopatía en el control de malezas: El caso del centeno (*Secale cereale* L.) en Chile. En: Producción de alimentos orgánicos. Seminario internacional. INIA-Quilmapu, Chillán. 29-30 de octubre.
- Ormeño, J.** 1999. Manejo y control de malezas con plantas alelopáticas: Centeno. *In: Agricultura orgánica*. Céspedes, C. y Carvajal, P. Trama. Talcahuano. pp121-137.
- Pacheco, A., POHLAN H. A. J.:** 2005, Plantas aromáticas como cultivo intercalado, experiencias y efectos alelopáticos sobre el café (*Coffea arabica* L.). Memorias en extenso. Primer Congreso Internacional De Plantas Medicinales en Villahermosa, Tabasco, México, 207-216.
- Pazmiño, A.** 1999, Fisiología vegetal, Universidad de Chile, Escuela de Agronomía, 16 p.
- Pizarro O. Miguel Angel,** 1977 Valor nutritivo de dos especies de lupino (*Lupinus albus* y *Lupinus angustifolius*): prueba de crecimiento y utilización proteica neta (UPN) en ratas. Santiago, Chile, 56 p.
- Putnam, A. and Duke, V.** 1974. Biological suppression of weeds: evidence for allelopathy in accessions of cucumber. *Science* 185:370-372.

- Putnam, A. and Duke, V.** 1978. Allelopathy in agroecosystems. Annual Review of Phytopathology (USA) 16:431-451.
- Reigosa, M., Sánchez, A. and González, L.** 2006. Ecophysiological approach in allelopathy. Critical Reviews in Plant Science 18:577-608.p.
- Rice, E.** 1974. Allelopathy. New York. Orlando, Academy press. 353p.
- Rice, E.** 1979. Allelopathy an update. Botanical Review (USA) 45:15-109.
- Rice, E.** 1984. Allelopathy, 2nd Edition. New York, Academic Press. 422 p.
- Romero, M** 1996. Pinto y colaboradores, Libro Producción Ecológica certificada de hortalizas Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria 2002. INTA. Marcos Juárez.
- Sampietro, D.** s/f. Alelopatía: concepto, características, metodología de estudio e importancia. Facultad de Bioquímica, Química y Farmacia. Universidad de Tucumán, Argentina. <Fai.unne.ar/biología/alelopatía/alelopatía/alelopatía.htm>.visitado el 25 de Septiembre 2012.
- Senn, R.**2006, Potencial alelopático de algunos cultivares de *Lupinus albus* L. Y *Lupinus angustifolius* L. sobre el crecimiento micelial in vitro de *Fusarium solani* y *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* ,Universidad De La Frontera, Temuco ,Chile,54h.
- Silva, P.** 2002 Suelo-Agua-Planta. Aleloquímicos, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Laboratorio de Relación Santiago, Chile.67p.
- Sol. F,** 1995 ,Memoria de título U. De Chile estudio del efecto alelopático de residuos de centeno sobre malezas presentes en trigo ,65p.
- The botanical review vol.60** (abr-jun 1994) no.2 Algal Allelopathy Inderjit & K.M.M. Dakshin.
- Tinnin, R., and Muller, C.H.**(1971). The allelopathic potential of *Avena fatua* :Influence on herb distribution.Bull. Torrey Bot.Club.98,243-250.
- Toledo F.** 1995. Potencial alelopático de *arrhenatherum elatius* var.*bulbosum*,*Rumex acetosella* y *Agrostis capillaris*. Tesis Ingeniero agrónomo, Valdivia. Universidad Austral de Chile,96 p.
- Vidal Ferrúz, Daniela Francisca,** 2005, Evaluación del efecto alelopático sobre nuevos portainjertos de *Prunus pérsica*, en condiciones de replante. Universidad de Católica de Chile, Santiago, Chile, 55h.

Whittaker, R. and Freeny, P. 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science* 171:757-770.

Wu T, Wittkamper, J, Flores H.E. (1999) Root herbivory *in vitro*: interaction between root and aphids grown in aseptic coculture. *In Vitro Cell Dev Biol Plant* 35:259–264.

Zanetti A. 2004, Protocolo de laboratorio para evaluar efecto alelopático de lupino (*Lupinus angustifolius* L), Universidad De La Frontera Temuco, Chile, 64 h.