

ALELOPATÍA: CONCEPTO, CARACTERÍSTICAS, METODOLOGÍA DE ESTUDIO E IMPORTANCIA

Ing. Agr. Diego A. Sampietro. 2003. Cátedra de Fitoquímica. Instituto de Estudios Vegetales "Dr. Antonio R. Sampietro". Facultad de Bioquímica, Química y Farmacia. Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina.

www.produccion-animal.com.ar

Volver a: [Pasturas cultivadas](#)

1. CONCEPTO Y GENERALIDADES

En la naturaleza, las plantas están expuestas a factores bióticos y abióticos con los cuales han co-evolucionado. La presión de selección ejercida por estos a lo largo del proceso evolutivo provocó el desarrollo en los vegetales de numerosas rutas de biosíntesis a través de las cuales sintetizan y acumulan en sus órganos una gran variedad de metabolitos secundarios. Se sabe que muchos de los mismos juegan un importante rol en interacciones complejas entre organismos vivos en el entorno natural. Entre ellos existen sustancias que producidas por una planta le proporcionan beneficios al provocar determinados efectos sobre otras plantas o animales. Estas sustancias se denominan aleloquímicos y el fenómeno en el cual están involucradas se designa con el nombre de aleloquimia. En este capítulo se analizarán las características de un tipo especial de aleloquimia que se establece entre individuos vegetales denominado **alelopatía**.

El término **alelopatía** (del griego *allelon* = uno al otro, del griego *pathos* = sufrir; efecto injurioso de uno sobre otro) fue utilizado por primera vez por Molisch (1937) para referirse a los efectos perjudiciales o benéficos que son ya sea directa o indirectamente el resultado de la acción de compuestos químicos que, liberados por una planta, ejercen su acción en otra. Siguiendo esta definición en todo fenómeno alelopático existe una planta (donor) que libera al medio ambiente por una determinada vía (por ej. lixiviación, descomposición de residuos, etc.) compuestos químicos los cuales al ser incorporados por otra planta (receptora) provocan un efecto perjudicial o benéfico sobre germinación, crecimiento o desarrollo de esta última. Los compuestos citados que desencadenan el proceso se denominan **compuestos, agentes o sustancias alelopáticas**. La definición abarca tanto los efectos perjudiciales como benéficos. Es necesario puntualizar que muchas sustancias con actividad alelopática tienen efectos benéficos a muy bajas concentraciones y, superado un determinado umbral, actúan negativamente sobre la planta receptora. Aun así, predomina en la literatura especializada la descripción de efectos negativos. Por otra parte, el término definido por Molisch incluye a hongos y otros microorganismos además de las plantas superiores, puesto que en su tiempo todos ellos se consideraban miembros del reino vegetal. La confusión aumenta si se tiene en cuenta que muchos agentes alelopáticos además de tener un efecto sobre plantas, también lo tienen sobre otros tipos de organismos distantes a éstas tales como herbívoros e insectos fitófagos. Evolutivamente es lógico esperar por selección natural la preferencia por modelos de defensa basados en sustancias que presentan actividad biológica sobre un amplio espectro de organismos, lo cual implica para la planta una mayor eficiencia en el uso de su energía. Esto condujo a ciertos autores a ampliar el alcance de la alelopatía. Grummer propuso una designación específica para los diferentes agentes alelopáticos basada en el tipo de planta productora de los mismos y el tipo de planta aceptora. Sin embargo no tuvo amplia aceptación. En opinión de Einhellig 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. A su vez es difícil establecer la fuente de producción de un compuesto aislado en el medio edáfico. También la terminología sugerida no permite aclarar el rol de la sustancia con actividad biológica cuando ésta tiene múltiples funciones afectando varios tipos de organismos. En base al análisis anterior en este capítulo se tendrá en cuenta el criterio enunciado por Müller, el cual utiliza el término alelopatía para referirse a los **efectos nocivos de un compuesto químico producido por una planta superior sobre otra planta superior**.

En la literatura a veces al analizar las interacciones entre plantas superiores existió cierta confusión en el uso de los términos **alelopatía** y **competencia**. Algunos biólogos han considerado que la **alelopatía** es parte de la **competencia**. La competencia entre plantas involucra la reducción en la disponibilidad de algún factor del entorno, debido a su utilización por un individuo vegetal, que es requerido también por otra planta que comparte el mismo hábitat. Entre estos factores citemos el agua, los nutrientes minerales y la luz. En cambio la **alelopatía** implica la liberación al entorno por parte de una planta de un compuesto químico que ocasiona un efecto sobre otra. Por tanto, el efecto detrimental en crecimiento y desarrollo en la competencia es debido a la reducción en la disponibilidad de recursos comunes, mientras que en la alelopatía tiene su origen en compuestos químicos liberados por una planta que afectan a otra. Estos conceptos son diferentes entre sí pero desde un punto de vista ecofisiológico se pueden considerar estrechamente ligados y complementarios en su efecto. Para evitar confusiones se

utiliza el término **interferencia** para designar al efecto total de una planta sobre otra, es decir, la suma de efectos debidos a los fenómenos de competencia y alelopatía.

Hemos enunciado mas arriba que en la alelopatía existe una planta productora del agente alelopático y otra receptora de diferente especie. Cuando la planta productora y la receptora son de la misma especie estamos en presencia de lo que se puede considerar un caso especial en alelopatía llamado **autotoxicidad**.

2. ANTECEDENTES HISTÓRICOS EN ALELOPATÍA

Plinio (Plinius Secundus, 1 A.D.) observó que el garbanzo (*Cicer arietinum*), la cebada (*Hordeum vulgare*) y la arveja amarga (*Vicia ervilia*) "abrasan la tierra de pan llevar". Plinio estableció que la sombra del nogal (*Juglans regia*) "es densa y aún causa dolor de cabeza en el hombre y daño 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 por el helecho y mata por sí mismo las raíces".

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".

Young (1804) sostuvo que el trébol (*Trifolium pratense*) tenía dificultades para crecer en distritos donde se había cultivado la planta constantemente porque el suelo adquiere la enfermedad del trébol. También puntualizó que la enfermedad del trébol puede ser prevenida dejándose un intervalo de 7 a 8 años entre cultivos de trébol.

De Candolle (1832) 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. El 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*).

Los antecedentes señalados anteriormente indican que desde muy antiguo se han observado casos de alelopatía, 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.

Schreiner y Col. (1907-1911) 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) 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 (figura 1.1). 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.

Luego de la Juglona se identificaron cientos de agentes alelopáticos de naturaleza diversa, como se podrá apreciar mas adelante.

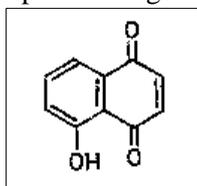
3. NATURALEZA QUÍMICA DE LOS AGENTES ALELOPÁTICOS

Como se indicó anteriormente 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. Normalmente la literatura especializada los ordena en los siguientes grupos:

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.

- Lactonas no saturadas:** La psilotina y psilotinina son producidas por *Psilotum nudum* y *Twesiperis tannensis*, respectivamente. La protoanemonina es producida por varias ranunculáceas. Son poderosos inhibidores de crecimiento aunque el rol de estos compuestos en alelopatía no se conoce completamente.
- Lípidos y ácidos grasos:** Existen varios ácidos grasos tanto de plantas terrestres como acuáticas que son inhibidores de crecimiento vegetal. Se pueden citar entre otros los ácidos linoleico, mirístico, palmítico, láurico e hidroxisteárico. Su rol en alelopatía no está completamente investigado.
- Terpenoides:** Las plantas superiores producen una gran variedad de terpenoides, pero de ellos sólo unos pocos parecen estar involucrados en alelopatía. Frecuentemente estas sustancias se aislaron de plantas que crecen en zonas áridas y semiáridas. Los monoterpenos son los principales componentes de los aceites esenciales de los vegetales y son los terpenoides inhibidores de crecimiento más abundantes que han sido identificados en las plantas superiores. Son conocidos por su potencial alelopático contra malezas y plantas de cultivo. Entre los más frecuentes con actividad alelopática se pueden citar el alcanfor, α y β pineno, 1,8-cineol, y dipenteno. Dentro de las plantas que los producen podemos citar los géneros *Salvia spp.*, *Amaranthus*, *Eucalyptus*, *Artemisia*, y *Pinus*. Un sesquiterpeno destacado es el ácido abscísico una importante hormona vegetal y también agente alelopático.
- Glicósidos cianogénicos:** Entre ellos se encuentran la durrina y amigdalina (o su forma reducida prunasina) de reconocida actividad alelopática. La hidrólisis de estos compuestos da lugar no sólo a cianhídrico sino también a hidroxibenzaldehído que al oxidarse origina el ácido p-hidroxibenzoico, el cual posee por sí mismo actividad alelopática. La durrina es frecuente entre especies tanto cultivadas como silvestres del género *Sorghum*. Amigdalina y prunasina son frecuentes en semillas de *Prunaceae* y *Pomaceae* actuando como inhibidores de germinación. La mayoría de los miembros de la familia *Brassicaceae* producen grandes cantidades de estos glicósidos, los que por hidrólisis producen isotiocianato con igual actividad biológica.
- Compuestos aromáticos:** Estos comprenden la mas extensa cantidad de agentes alelopáticos. Incluye fenoles, derivados del ácido benzoico, derivados del ácido cinámico, quinonas, cumarinas, flavonoides y taninos.
- Fenoles simples:** Entre ellos las hidroxiquinonas y la arbutina, se aislaron de lixiviados de *Arctostaphylos* e inhiben el crecimiento de varias plantas.
- Acido 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 (figura 1.2).
- 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 (figura 1.2) 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.
- 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 (Figura 1.1).

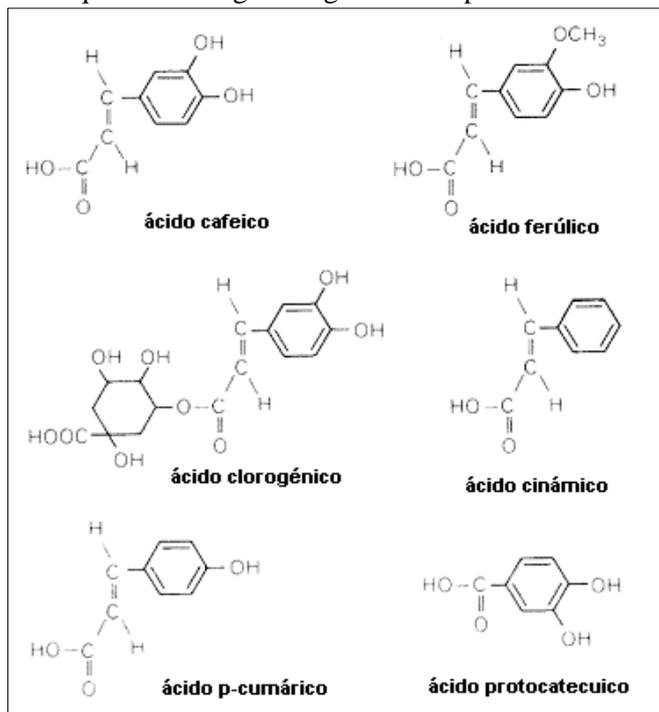
Figura 1.1: Estructura química de la Juglona, hidroxinaftoquinona producida por el nogal (diferentes especies del género *Juglans*).



- Cumarinas:** La cumarinas 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.
- 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.
- 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 sue-

los 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.

Fig. 1.2: Estructura química de algunos agentes alelopáticos mencionados en el texto

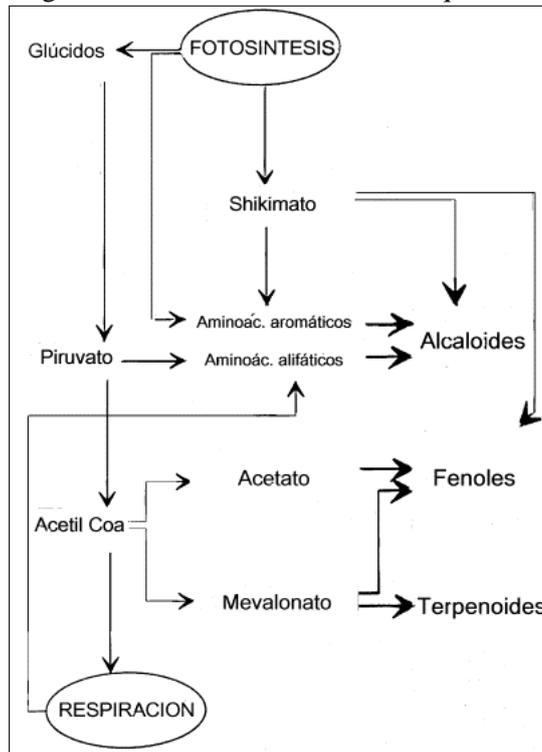


Alcaloides: Pocos alcaloides se conocen con actividad alelopática. Algunos como la cocaína, cafeína, cinconina, fisostigmina, quinina, cinconidina, estricnina son reconocidos inhibidores de la germinación. La cebada exuda por sus raíces la gramina que inhibe el crecimiento de *Stellaria media*. La cafeína mata ciertas hierbas sin afectar algunas especies cultivadas como, por ejemplo, el poroto.

4. BIOSÍNTESIS DE LOS AGENTES ALELOPÁTICOS

La mayoría de los agentes alelopáticos son metabolitos secundarios derivados de las rutas del acetato-mevalonato o del ácido shikímico. Proviene de la ruta metabólica del acetato-mevalonato terpenos, esteroides, ácidos orgánicos solubles en agua, alcoholes de cadena lineal, aldehídos alifáticos, cetonas, ácidos grasos insaturados simples, ácidos grasos de cadena larga, poliacetilenos, naftoquinonas, antroquinonas, quinonas complejas y floroglucinol. Proviene de la vía metabólica del shikímico fenoles simples, el ácido benzoico y sus derivados, el ácido cinámico y sus derivados, cumarinas, sulfuros, glicósidos, alcaloides, cianhidrinas, algunos de los derivados de quinonas y taninos hidrolizables y condensados. Existen también compuestos (p. ej. los flavonoides) en cuya síntesis participan metabolitos de las dos rutas. Como es previsible, las concentraciones de estos compuestos en los tejidos varía según el ritmo de biosíntesis, almacenamiento y degradación. También son afectados por los balances internos de reguladores de crecimiento vegetal y otros factores bióticos y abióticos. Es importante tener presente que no siempre los detalles de la biosíntesis de estos compuestos son conocidos (Figura 2).

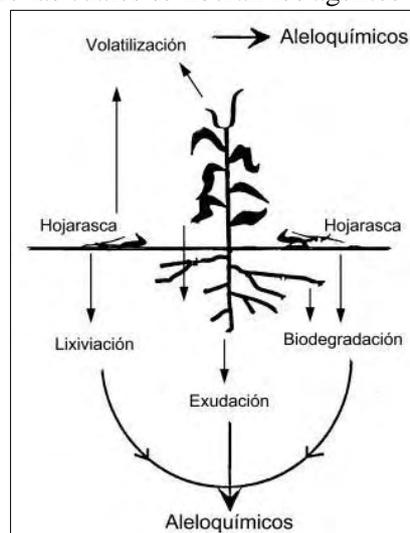
Fig. 2: Rutas de biosíntesis de aleloquímicos



5. MODO DE LIBERACIÓN DE LOS AGENTES ALELOPÁTICOS

Una variedad de agentes alelopáticos son sintetizados y almacenados en diferentes células de la planta ya sea en forma libre o conjugada con otras moléculas y son liberados en el entorno en respuesta a diferentes stresses bióticos y abióticos. Muy poco se sabe sobre la liberación de aleloquímicos de tejido viviente, incluyendo los modos de regulación o influencia ambiental sobre esos procesos. Por ejemplo, ensayos con sorgo mostraron que al exponer semillas del mismo a radiaciones gamma, las plantas originadas exudaban por sus raíces mayor cantidad de agentes alelopáticos que plantas provenientes de simiente no sometida a dicho tratamiento. Por otra parte es un interrogante sin respuesta si los aleloquímicos son liberados en forma activa o a través de un escape pasivo. Existen sustancias exudadas por las raíces de ciertas plantas que no pueden aislarse de los tejidos radiculares de éstas. En sorgo las p-benzoquinonas, conocidas como sorgoleone, son exudadas en forma abundante por la raíz. Sin embargo no han sido encontradas en los tejidos radiculares. De todas maneras, se puede afirmar que el modo de liberación de un agente alelopático depende de su naturaleza química. Las plantas superiores liberan regularmente compuestos orgánicos por volatilización de sus superficies y a través de lixiviados de hojas y exudados de raíces. Eventualmente, los constituyentes químicos de todos los organismos son liberados al entorno a través de procesos de descomposición, incorporándose a la matriz del suelo. Por tanto existen 4 vías principales de liberación al entorno de los aleloquímicos (Figura 3). A continuación analizaremos cada una de ellas.

Fig. 3: Vías a través de las cuales se liberan los agentes alelopáticos al entorno



5.1 VOLATILIZACIÓN

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 (Tabla 1). 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.

Tabla 1. Potencial alelopático de compuestos volátiles.

Nombre de la planta	Efecto inhibitorio sobre la planta blanco	Naturaleza química del compuesto volátil
<i>Salvia reflexa</i>	Germinación de semillas y crecimiento de plántulas.	Monoterpenos, α -pineno, β -pineno, cineol.
<i>Brassica juncea</i> <i>Brassica napus</i> <i>Brassica rapa</i>	Germinación de lechuga y trigo.	No determinada.
<i>Amaranthus palmeri</i>	Germinación de tomate, cebolla y zanahoria.	2-Octanona, 2-nananona, 2-heptanona
<i>Eucalyptus globulus</i>	Germinación y crecimiento de plantas de cultivo.	Variedad de terpenos
<i>Artemisia princeps</i> var <i>orientalis</i>	Es autotóxica e inhibitoria del desarrollo de callos de lechuga.	No determinada.
<i>Heliotropium europium</i>	Estimula el crecimiento de rabanito y trigo sarraceno.	No determinada.

5.2 LIXIVIACIÓN

La lixiviación es la remoción de sustancias presentes en la planta por efecto de la lluvia, nieve, niebla o rocío. El grado de lixiabilidad depende del tipo de tejido vegetal, la edad de la planta y la cantidad y naturaleza de la precipitación. 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 (Tabla 2).

Tabla 2. Potencial alelopático de lixiviados

Nombre de la planta	Efecto inhibitorio sobre la especie blanco	Naturaleza química
<i>Datura stramonium</i>	Crecimiento de trigo y soja.	Escopolamina, hyoscyamina.
<i>Brassica rapa</i> (L.) <i>Brassica napus</i>	Crecimiento de cebada, centeno y rabanito. Germinación de soja	No determinado. Alilisotiocianato
<i>Artemisia</i>	Crecimiento de cebada, lechuga crisantemo.	No determinado.
<i>Eucalyptus globulus</i>	Crecimiento de plantas de cultivo.	No determinado.
<i>Calamintha ashei</i>	Germinación y crecimiento de <i>Rudberkia hirta</i> y <i>Leptochloa dubia</i>	(+) Evodona y desacetil calamint-hona.

5.3 EXUDADOS RADICULARES

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. (Tabla 3). Los exudados radiculares comprenden únicamente entre el 2-12% del total de fotosintatos de la planta. 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.

5.4 DESCOMPOSICIÓN DE RESIDUOS VEGETALES

Los residuos en descomposición de la planta liberan una gran cantidad de agentes alelopáticos. Los factores que influyen en 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. (Tabla 4). 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.

Tabla 3. Potencial alelopático de algunos exudados de raíces

Nombre de la planta	Efecto inhibitorio sobre la especie blanco	Naturaleza química
<i>Elytrigia repens</i>	Crecimiento de raíces, materia seca, nodulación y fijación de nitrógeno.	No determinada.
<i>Chenopodium murale</i>	Longitud de vástago y espiga y peso seco en trigo	No determinada
<i>Avena spp.</i>	Crecimiento de raíz y brote y longitud de espiga en trigo.	Escopoletina y ácido vainílico.
<i>Bidens pilosa</i>	Area foliar, crecimiento y material seca en maíz, sorgo y lechuga.	No determinada.
<i>Celosia argentea L.</i>	Nodulación en <i>Cajanus cajan</i> y <i>Vigna aconitifolia</i> .	No determinada.
<i>Parthenium hysterophorus</i>	Crecimiento y nodulación de poroto.	No determinada.
<i>Medicago sativa</i>	Crecimiento de soja, maíz, cebada y rabanito. Cultivo de suspensiones celulares de repollo y tomate.	No determinada. Canavanina
<i>Lycopersicum esculentum</i>	Crecimiento de lechuga y berenjena.	No determinada.
<i>Brassica campestris</i>	Crecimiento de mostaza y autotóxico.	No determinada.
<i>Cucumis sativus</i>	Crecimiento de lechuga.	Acidos benzoico, clorogénico, mirístico y palmítico.
<i>Avena spp.</i>	Crecimiento de trigo.	Escopoletina y ácidos benzoico, cumárico y vainílico.
<i>Asparagus officinalis</i>	Autotóxico	No determinada
<i>Triticum aestivum</i>	Crecimiento de avena salvaje.	Acido hidroxámico
<i>Rorippa sylvestris</i>	Crecimiento de plántulas de lechuga.	Hirsutina y pirocatecol, ácidos p-hidroxibenzoico y vainílico

La toxicidad originada en los residuos de plantas proporciona algunos problemas y oportunidades importantes para agrónomos y mateólogos. Por ejemplo, prácticas agrícolas como la siembra directa sobre rastrojo destinadas a una mejor conservación de agua y suelo no son aconsejables para ciertas combinaciones de cultivos por los efectos nocivos de las toxinas liberadas de los residuos en descomposición sobre la emergencia, crecimiento y productividad del cultivo siguiente. Por otro lado, también los residuos pueden afectar de igual manera a ciertas malezas.

Tabla 4. Potencial alelopático de los residuos en descomposición.

Nombre de la planta	Efecto inhibitorio sobre la especie blanco	Naturaleza química
<i>Agropyron repens</i>	Crecimiento de plantines de alfalfa, maíz y soja.	Ácido 5-hidroxi indol,3-acético.
<i>Parthenium hysterop-horus</i>	Germinación de semillas de <i>Brassica napus</i> .	Partenina, coronopilina y ácidos cafeico, p-cumárico, clorogénico, cumárico, hidroxibenzoico y vainílico.
<i>Sorghum halepense</i> L.	Germinación y crecimiento de girasol, tomate y rabanito.	Acidos clorogénico, cumárico, hidroxibenzoico y vainílico.
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Rendimiento de tomate, arroz, repollo, pepino, zanahoria, soja y algodón.	Polifenoles y sesquiterpenos.
<i>Cyperus esculentus</i> L.	Germinación y crecimiento de remolacha azucarera, lechuga, arveja, tomate, maíz, soja y tabaco.	Acidos ferúlico, hidroxibenzoico, sirín-gico y vainílico.
<i>Setaria viridis</i> L.	Crecimiento de soja, maíz y sorgo.	No determinada.
<i>Chenopodium album</i> y <i>C. murale</i>	Germinación y crecimiento de trigo, centeno, maíz, soja, mostaza y garbanzo. Incorporación de nutrientes en maíz, soja y tomate.	No determinada.
<i>Imperata cylindrical</i>	Crecimiento de maíz, centeno, sorgo y tomate.	Escopolina, Escopoletina y ácidos benzoico, clorogénico, cumárico, gentísico y vainílico.
<i>Xanthium spp.</i>	Germinación y crecimiento de trigo, maíz, tabaco, garbanzo, repollo y lechuga.	Acidos Benzoico, cafeico, clorogénico y cumárico.
<i>Artemisia princeps</i>	Crecimiento, peso seco y contenido calórico de <i>Lactuca</i> , <i>Plantago</i> , <i>Chrysantemum</i> y <i>Achryranthus</i> .	No determinada.

6. MECANISMOS DE ACCIÓN DE LOS AGENTES ALELOPÁTICOS

6.1 Limitaciones en el estudio de los mecanismos de acción

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. 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 nos 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. Es una aproximación interesante seguir la trayectoria de estas sustancias a través de la planta mediante moléculas de las mismas marcadas con C¹⁴. 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 (*Lactuca sativa*) 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. A continuación se analizarán diferentes aproximaciones destinadas a comprender los mecanismos de acción de estas sustancias.

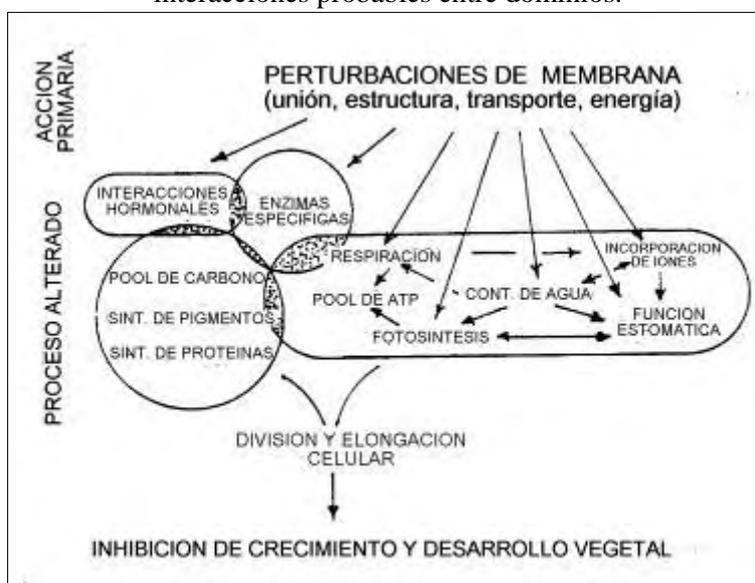
6.2 Alteraciones hormonales provocadas por agentes alelopáticos

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 polifenoloxidasasa, 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 coleóptilo 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 stress fisiológico. Un stress 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.

6.3 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.

6.4 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 vainíllico 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, vainíllico 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.

6.5 Efectos sobre 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.

6.6 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 rastrojos, 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, vainíllico 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.

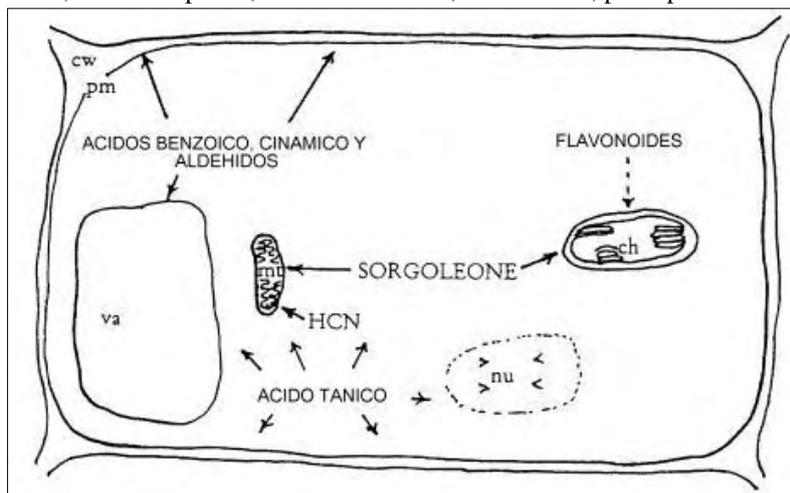
6.7 Modelo de acción alelopática de compuestos fenólicos

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 4 y 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



7. METODOLOGÍA DE LA INVESTIGACIÓN EN ALELOPATÍA

La investigación de un fenómeno alelopático es compleja. Esto se debe fundamentalmente a que el metabolito luego de su liberación al entorno puede sufrir transformaciones que aumenten o disminuyan su actividad antes de tomar contacto con la especie receptora. Por ejemplo, si el aleloquímico es una sustancia presente en el suelo, la microflora puede transformarlo. A su vez, la actividad de la misma dependerá de su composición cuali y cuantitativa la cual está sujeta a la acción de factores abióticos (p. ej. humedad y temperatura) o bióticos (p. ej. exudados microbianos).

En forma general la investigación en alelopatía comprende 2 etapas:

1. Fase biológica – ecológica.
2. Fase química – analítica.

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 competencia, alelopatía u otro proceso (un patógeno vegetal, una plaga, etc.) 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 mueve el supuesto aleloquímico en el medio. Los métodos de extracción deben tratar de simular las rutas de entrada de las sustancias tóxicas al entorno natural. En el cuadro 1 se recomiendan algunos.

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 unidas de tal forma que no podrían actuar en la inhibición de crecimiento vegetal.

Cuadro 1. Métodos de extracción de sustancias a partir de diferentes materiales de origen vegetal.

Recuperación de lixiviados	Materiales
Empapado con agua fría	Hojas frescas o secas Raíces frescas o secas Residuos de raíces Residuos de hojas
Mojado con niebla o rocío	Hojas en planta entera
Recuperación de exudados radiculares	
Sistemas de recirculación	Suelo en torno a raíces en planta entera
Recuperación de sustancias volátiles	
Trampas de gases enfriadas con hielo seco	Aire en torno a la planta entera

Para el estudio de una alelopatía en particular debe establecerse un bioensayo standard seleccionando especies blanco convenientes y se bioensayan los compuestos colectados anteriormente evaluado cambios en tamaño y peso en los órganos de éstas. Son frecuentes los bioensayos de germinación de semillas y crecimiento de plántulas. También se han diseñado bioensayos con plantas enteras (p. ej. *Lemna minor*). Las especies blanco se seleccionan de acuerdo al objetivo que se persigue (p. ej. corroborar la sensibilidad a un aleloquímico de una supuesta especie receptora que se observó en campo). Es aconsejable seleccionar especies que presenten germinación uniforme, sensibilidad a gran variedad de aleloquímicos especialmente a bajas concentraciones de los mismos y crecimiento rápido. De esta manera en el análisis estadístico de la información se pueden obtener bajos coeficientes de variación y la más alta significación para los parámetros de crecimiento mensurables (p. ej. longitud de raíz y vástago). En el cuadro 2 se indican algunos métodos frecuentemente utilizados en bioensayo.

Cuadro 2. Métodos frecuentes de bioensayo. Se indica qué sé bioensaya y soportes utilizados.

- I_ Extractos (Caja de Petri, Suelo y Arena)
- II_ Interacción entre plantas intactas (Suelo, Arena y Agar)
- III_ Material vegetal (Esponja de celulosa, Suelo, Arena)

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 las cromatografías en capa fina, en papel, líquida de alta presión (HPLC) y gaseosa acoplada a espectrómetro 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.

8. IMPORTANCIA DEL CONOCIMIENTO DE LOS PROCESOS ALELOPÁTICOS

En este capítulo se explicó que se entiende por alelopatía y se describieron las principales características del fenómeno. Para finalizar, analizaremos la importancia del conocimiento del mismo.

La agricultura moderna utiliza extensivamente agroquímicos, los cuales tienen un fuerte impacto ambiental y en muchos casos constituyen un serio riesgo a la salud humana. Las investigaciones en alelopatía en algunos casos permiten plantear estrategias orientadas a una mayor sustentabilidad de los sistemas de producción agrícola, con un menor consumo en insumos contaminantes. Para lograr un mejor aprovechamiento de los agentes alelopáticos

es necesario ampliar el conocimiento de los mismos en relación a la rotación de cultivos, manejo de residuos, prácticas de labranza y la implementación de control biológico de malezas.

En condiciones de campo se ha observado que el sorgo, el girasol y otros cultivos reducen el uso de herbicidas tanto durante el desarrollo de los mismos como en años siguientes. Cultivos de cobertura y sus residuos, tales como centeno, avena, cebada, trigo, sorgo granífero y sudangrass son efectivos en la reducción del crecimiento de malezas. Se han ensayado diferentes modos para su empleo:

1. Cultivada el año anterior.
2. Supresión directa de la población de malezas cuando ellos son el cultivo.
3. Como cultivo de cobertura de suelo en quintas o huertos con subsecuente desecación utilizando herbicidas o por heladas.
4. En secuencias de cultivos (p.ej.: sembrar como cultivo invernal trigo y maíz como cultivo estival sobre los rastrojos dejados por el primero).
5. Rotación de cultivos con siembra directa del cultivo del segundo año sobre rastrojos dejados por la especie

Se ensayó también cultivar conjuntamente una especie que controla malezas con otras cuya producción es de interés (p.ej. centeno y soja sembrados juntos). La limitación de este enfoque es que el cultivo que controla malezas puede interferir en el acompañante provocando reducción de rendimiento.

Otra aproximación es el de intercalar 2 o mas cultivos cosechables, donde alguno de ellos tiene actividad alelopática sobre malezas. El cultivo intercalado de maíz con zapallo ha demostrado ser efectivo en el control de malezas del primero. Se detectaron aleloquímicos liberados por esa cucurbitácea que afectan malezas normalmente perjudiciales al maíz.

Debido a la importancia del control de malezas, los enfoques indicados pueden ser empleados sin una comprensión completa de los mecanismos de interferencia involucrados. El uso de plantas superiores como herbicidas biológicos, incluidas especies no cultivadas para controlar malezas ha recibido escasa atención. Sin embargo se conoce, por ejemplo, que *Euphorbia esula*, una de las peores malas hierbas de las llanuras del norte de Estados Unidos, no invade zonas ocupadas por *Artenaria microphylla*. Se cree que esto es debido a la sensibilidad a sustancias producidas por esta última. En plantaciones de citrus en Florida *Lantana camara* y *Morrenia odorata* son malezas importantes. Se observó que en campos ocupadas por *Lantana* no crece *Morrenia*. Bioensayos indicaron que *L. Camara* tendría efecto alelopático sobre *Morrenia*. Tal vez en el futuro se puedan emplear malezas con actividad alelopática de poca incidencia sobre determinados cultivos contra otras mas graves que se presentan normalmente en los mismos.

Por último, debe señalarse nuevamente que el conocimiento de los modos de acción de los agentes alelopáticos es clave para la exploración del uso de los mismos como herbicidas. Esto usualmente ofrece herramientas para combatir la evolución de resistencias a biocidas de malezas actualmente utilizados y alternativas para aquellos para los cuales la resistencia ya existe.

SECCIÓN EXPERIMENTAL: EFECTOS DE AGENTES ALELOPÁTICOS SOBRE LA GERMINACIÓN DE MALEZAS Y CULTIVOS

Los ensayos de germinación y los de crecimiento de plántulas son ampliamente utilizados debido a que son sencillos y permiten una evaluación rápida de la respuesta de una especie vegetal a un agente alelopático determinado. A través del siguiente experimento se pretende que el lector tenga una mejor comprensión del diseño de un bioensayo en alelopatía. Se probará, además la actividad inhibitoria de la germinación de algunos agentes alelopáticos conocidos. Como especie receptora se puede utilizar cualquier maleza o cultivo. Macías explorando el posible uso de agentes alelopáticos como herbicidas, señaló que las malezas mas comunes pertenecen a las familias compositae, umbeliferae, verbenaceae, cruciferae, solanaceae, liliaceae y gramínea. En base a ello propuso las siguientes especies receptoras:

Dicotiledóneas	Cruciferae	<i>Lepidium sativum</i> L. (Berro)
	Compositae	<i>Lactuca sativa</i> L. (lechuga)
	Solanaceae	<i>Lycopersicum esculentum</i> L. (Tomate)
	Umbeliferae	<i>Daucus carota</i> L. (Zanahoria)
Monocotiledóneas	Liliaceae	<i>Allium cepa</i> (Cebolla)
	Graminae	<i>Triticum aestivum</i> L. (Trigo)
		<i>Hordeum vulgare</i> L. (Cebada)
		<i>Zea mays</i> L. (Maíz)

Comercialmente se pueden obtener agentes alelopáticos tales como cumarina, ácido hidroxicinámico, juglona, pirocatecol y los ácidos p-hidroxibenzoico, vainílico, clorogénico, ferúlico y gálico. Las pruebas de germinación se conducen en cajas de Petri de 9 cm de diámetro conteniendo discos de papel de filtro completamente humedecidos con un volumen constante (4 a 8 ml) de la solución de prueba. Debido a la solubilidad limitada en agua de algunos aleloquímicos Williams y Hoagland sugirieron la disolución de cantidades adecuadas de estas sustancias inicialmente en Dimetilsulfóxido (DMSO) y luego diluir en agua a la concentración deseada. Contenidos de 0,05% (v/v) de DMSO no tendrían efecto sobre la germinación. Los testigos deben contener igual concentración de DMSO para evitar falsos resultados. Se sugieren concentraciones de 5×10^{-3} M, 1×10^{-3} M, 1×10^{-4} M y 1×10^{-5} M. Posibles efectos aditivos o sinergismos pueden evaluarse usando combinaciones de varios de estos aleloquímicos. Cuatro cajas de petri, cada una conteniendo 20 semillas, deberían ser usadas para cada concentración de los agentes alelopáticos. Las cajas de Petri conteniendo las diluciones de prueba y las semillas deberían ser incubadas con luz suave a 25 °C con lectura de la germinación después de 1,3 y 5 días. Debe compararse la germinación de cada una de las soluciones de prueba contra la del control.

Por último, con la información obtenida constrúyase curvas de porcentaje de germinación en función de los días para cada concentración de aleloquímico, para los diferentes agentes alelopáticos y especies receptoras. Comparar la respuesta de las diferentes especies a las sustancias ensayadas.

GLOSARIO

Metabolito secundario: Compuestos sintetizados por la planta que no se necesitan para el crecimiento y desarrollo normal de las rutas metabólicas comunes a todos los vegetales.

Aleloquimia: Fenómeno en el cual un compuesto químico producido por una planta superior afecta negativamente a otro organismo.

Aleloquímico: Compuesto responsable del fenómeno aleloquímico.

Herbicida: Sustancia que destruye o inhibe el crecimiento de las plantas.

Hormona vegetal: Compuesto orgánico que se sintetiza en alguna parte de la planta y se transloca a otra parte, en donde a concentraciones muy bajas causan una respuesta fisiológica.

Mitocondria (del griego *mitos* = hilo, hebra; *chondros* = grano, terrón, cartílago): La usina celular. Organelas autorreplicantes, que se encuentran en el citoplasma de la célula eucariota rodeadas por membrana, completan el proceso de consumo de la glucosa generando (por quimiósmosis) la mayor parte del ATP que necesita la célula para sus funciones.

Organela celular, rodeada por una doble membrana, la externa lisa y la interna rugosa con protuberancias denominadas crestas. La membrana celular interna rodea una matriz. Muchas de las enzimas que controlan la respiración celular se encuentran en la membrana interna y en la matriz.

Cloroplasto: Organela celular rodeada por una doble membrana. En el interior o estroma se encuentra un sistema de membranas llamada tilacoides, que se comunican frecuentemente formando pilas de sacos membranosos denominados granas. Las enzimas que controlan la fotosíntesis se localizan sobre las membranas tilacoides y en el estroma.

Membranas: Capas delgadas constituidas principalmente por lípidos y proteínas, que separan las células de su entorno. Existen membranas en el interior de las células que permiten la compartimentalización (p. ej. limitando las vacuolas y las organelas).

APÉNDICE: REINOS PLANTA

Vegetales: La mayoría de las algas y todas las plantas verdes; los vegetales verdaderos mas importantes son los siguientes:

1. Algas cafés
2. Algas rojas
3. Algas verdes
4. Musgos y hepáticas
5. Plantas vasculares (o Superiores):
 - a. Helechos y afines
 - b. Cicadáceas y gimnospermas poco comunes
 - c. Coníferas (gimnospermas comunes)
 - d. Plantas con flores (angiospermas): Dicotiledóneas y Monocotiledóneas

[Volver a: Pasturas cultivadas](#)