

Revisión bibliográfica

LA UTILIZACIÓN DE LA ALELOPATÍA Y SUS EFECTOS EN DIFERENTES CULTIVOS AGRÍCOLAS

Yaisys Blanco[✉]

ABSTRACT. Many investigators consider that the dominance of a species on another in a natural ecosystem, is not only owed to competition, but also to the allelopathic effect among plants. Allelopathic effects damage partially or totally plant germination and growth; also they can be positive or negative, direct and indirect, according to the concentration of substances. Damages seem to depend on the influence of different factors like species and variety, residues and affected plants, quantity, place and climate influencing soil nutritional stages, their microbial activity and other characteristics. The presence of a dead covering on the soil, for many consecutive years, affects the development of certain agricultural crops; this is a fundamental element to a successful direct seeding, as a result of removing undesirable plants. The present work pretends to approach some topics on the phenomenon of allelopathy, to deepen on its agroecological and evolutionary meaning, its damages or benefits as well as its application and use in agriculture and its effects on weed crops.

RESUMEN. Muchos investigadores consideran que la dominancia de una especie sobre otra en un ecosistema natural, se debe no solo a la competencia en sí, sino también al efecto alelopático entre las plantas. Los efectos alelopáticos dañan parcial o totalmente la germinación y el crecimiento de las plantas, también puede ser de carácter positivo o negativo, directos e indirectos, según la concentración de las sustancias. Los daños parecen estar en dependencia de la influencia de diferentes factores, como son la especie y variedad, los residuos y las plantas afectadas, la cantidad, el lugar y el clima que sobre ellos actúen, los estados nutricionales del suelo, su actividad microbiana y otras características. La presencia de cobertura muerta sobre el suelo, durante muchos años seguidos, afecta el desarrollo de determinados cultivos agrícolas; esto es un elemento fundamental en el éxito de la siembra directa, por la supresión de las plantas indeseables. En el presente trabajo se pretende abordar algunos temas sobre el fenómeno de la alelopatía, profundizar en su significado agroecológico y evolutivo, sus daños o beneficios así como su aplicación y uso en la agricultura, y los efectos que tiene esta en cultivos sobre malezas.

Key words: allelopathy, plant response, crops

Palabras clave: alelopatía, respuesta de la planta, cultivos

INTRODUCCIÓN

En la actualidad resulta de gran importancia investigar y encontrar las variantes que nos permitan el desarrollo de una agricultura rentable y no contaminante del medio ambiente. Sin embargo, el uso de productos químicos en la agricultura aumenta notablemente los rendimientos y la rentabilidad de los cultivos, pero la utilización constante de estos puede alterar el medio biológico, provocando graves daños en los diversos ecosistemas. Es por eso que la utilización de prácticas sostenibles

como: el empleo de productos orgánicos, rotaciones y asociaciones de cultivo, *mulch*, cultivo de cobertura entre otras, son las mejores variantes para garantizar una buena producción para mantener a salvo el futuro de nuestro planeta. Debido a ello, en nuestro país se realizan investigaciones sobre la obtención de productos de origen natural; para ello se acude, entre otras, a la utilización de los efectos alelopáticos entre las plantas.

La utilización de residuos alelopáticos, como una herramienta de manejo en los cultivos, puede ser uno de los usos más prácticos y aplicables de la alelopatía en los agroecosistemas.

Estas reacciones naturales tienen múltiples efectos, que van desde la inhibición o estimulación de los

procesos de crecimiento de las plantas vecinas, hasta la inhibición de la germinación de semillas. Así, los productos naturales conforman una parte muy importante de los sistemas de defensa de las plantas, con la ventaja de ser biodegradables. Por otra parte, las diferentes concentraciones influyen mucho en las reacciones alelopáticas, ya que se ha demostrado que las extracciones acuosas pueden actuar tanto como inhibidor o estimulante en diferentes cultivos, ya sea en el crecimiento de raíces o tallos; además, se ha observado que las extracciones acuosas pueden tener un potencial alelopático negativo sobre diferentes cultivos y esto se debe al contenido de aleloquímicos de estos extractos, el tiempo de aplicación y la concentración empleada (1).

Yaisys Blanco, Reserva Científica del Departamento de Fitotecnia, Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, La Habana, Cuba, CP 32 700.

✉ yblanco@inca.edu.cu

El estudio de las interacciones químicas entre las principales especies de un agroecosistema y del impacto de los aleloquímicos en la dinámica y producción de estos, debe conducir hacia metas ecológicas, que permitan la búsqueda de mayor información donde se pueda aprovechar dicho potencial. Por consiguiente, es objetivo de esta revisión abarcar temas como la alelopatía y sus efectos sobre algunos cultivos en la agricultura.

CONCEPTOS Y GENERALIDADES

El fenómeno de la alelopatía ha sido plasmado en documentos que datan de unos cuantos siglos A. C. Un documento tan antiguo como del año 300 A.C. relata que muchas plantas cosechadas (chicharo, cebada, frijol forrajero) destruyeron malas hierbas e inhibieron el crecimiento de otras cosechas (2).

Autores de muchos lugares del mundo han investigado y definido el fenómeno de la alelopatía, con mayor o menor exactitud, y han coincidido en ver la alelopatía, de forma general, como el efecto producido por las interacciones bioquímicas que se establecen en un agroecosistema entre una especie donante y otra receptora, que incluye a plantas y microorganismos y pueden ser daños o beneficios (3 al 23), entre muchos más.

En la naturaleza, las plantas están expuestas a factores bióticos y abióticos con los cuales han coevolucionado. 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 ellos juegan un importante papel en interacciones complejas entre organismos vivos en el entorno natural (24).

Entre ellos, existen sustancias que producidas por una planta proporcionan beneficios, al provocar de-

terminados 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 (25). En este trabajo 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 para referirse a 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 en otra (6). Siguiendo esta definición, en todo fenómeno alelopático existe una planta (donador) que libera compuestos químicos al medio ambiente por una determinada vía (por ej. lixiviación, descomposición de residuos, etc.), los cuales al ser incorporados por otra planta (receptora) provocan un efecto perjudicial o benéfico sobre la germinación, el crecimiento o desarrollo de esta última. Los compuestos alelopáticos que desencadenan el proceso se denominan compuestos, agentes o sustancias alelopáticas.

Todas las interferencias bioquímicas desencadenadas entre plantas, incluyendo microorganismos, provocadas por un organismo (donador) sobre otro (receptor), restringen el significado de la palabra solamente a efectos perjudiciales apenas entre las plantas superiores, por lo que se excluyen a los microorganismos (19). Otros autores (23, 26) tienen en cuenta que estas mismas sustancias químicas influyen en las relaciones entre otros organismos que no son plantas, tales como insectos y herbívoros. Puesto que el término abarca todas las interferencias entre seres vivos, provocadas por sustancias químicas elaboradas por ellos y que ocurren en el reino vegetal; este concepto es el que parece ser más adecuado (19).

Se definen dos formas de alelopatía, «eccrisodinamia», influen-

cia a través de metabolitos provenientes de organismos autótrofos y «saproccrinodinamia», influencia a través de metabolitos producidos por organismos saprofitos (27).

Sobre la base del análisis anterior, se tendrá en cuenta el criterio enunciado de la alelopatía, para referirse a los efectos nocivos de un compuesto químico producido por una planta superior sobre otra (28).

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 (29).

Esta definición se amplió a «alelopatía se refiere a cualquier proceso que involucre metabolitos secundarios producidos por las plantas, microorganismos, virus y hongos que influyen en el crecimiento y desarrollo de sistemas agrícolas y biológicos» (30).

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 (3). Aun así, predomina en la literatura especializada la descripción de efectos negativos. Por otra parte, el término definido incluye a hongos y otros microorganismos además de las plantas superiores (6), 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 los tienen sobre otros tipos de organismos distantes a estas, como los herbívoros e insectos fitófagos.

En la literatura, a veces al analizar las interacciones entre plantas superiores, existe 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 se pueden citar el agua, los nutrientes minerales y la luz (22).

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 del 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 afecta 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 debido a los fenómenos de competencia y alelopatía (31).

Se ha enunciado más 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, se puede considerar un caso especial en alelopatía llamado autotoxicidad (2).

La actividad alelopática depende de diversos factores, como por ejemplo:

1. Sensibilidad de la especie receptora.
2. Liberación de la toxina al medio.
3. Actividad e interacciones bióticas y abióticas que ocurren en el suelo con la toxina (microorganismos, temperatura, pH, etc.) (32).

Es necesario establecer cuatro condiciones para que una interacción pueda considerarse como alelopatía (33):

- ⇒ demostrar la existencia de interferencias, describir los síntomas y cuantificar el grado de interferencia

- ⇒ aislar, ensayar y caracterizar los aleloquímicos
- ⇒ los síntomas de interferencia previamente diagnosticados, deben ser repetidos por la aplicación de toxinas a dosis presentes en la naturaleza
- ⇒ la liberación de las toxinas, su movimiento y captación por parte de la planta receptora debe ser monitoreada y demostrar que la dosis es suficiente para explicar la interferencia observada.

A continuación se refiere cómo el fenómeno de la alelopatía podía estar envuelto de forma significativa en tres aspectos (33):

- que se afecten los cambios en la composición de las plantas
- como otra fuente de interferencia de las plantas con el crecimiento y rendimiento de otras plantas
- como otra posible herramienta en la reducción de pérdidas en los cultivos frente a la invasión de otras especies.

Para que se produzcan estos efectos, ya sean de carácter positivo o negativo, directos o indirectos, es de gran importancia la concentración de las sustancias aleloquímicas (34). Las actividades biológicas en plantas receptoras de aleloquímicos son conocidas por ser una respuesta dependiente de la concentración de entrada. La respuesta es de estimulación o atracción, con bajas concentraciones de aleloquímicos y de inhibición o rechazo al incrementarse estas (35).

No obstante, para que todo fenómeno alelopático, de cualquier naturaleza, ejerza su efecto como tal, debe cumplir las siguientes condiciones (36):

- que exista en el suelo suficiente cantidad o concentración del compuesto alelopático
- el aleloquímico debe entrar en contacto directo o interactuar de alguna forma con una planta susceptible.

ANTECEDENTES HISTÓRICOS EN LA ALELOPATÍA

Plinio (Plinius Secundus, 1 A.D.) observó que el garbanzo (*Cicer*

arietinum), la cebada (*Hordeum vulgare*) y la arveja amarga (*Vicia ervilia*) tenían efectos alelopáticos. Este mismo autor estableció que la sombra del nogal (*Juglans regia*) «es densa, 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 cytusus y la planta llamada Halimon por los griegos mata árboles». Él afirma más 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, mata por sí mismo las raíces».

Desde épocas remotas (siglos III y V), los efectos alelopáticos de algunas plantas sobre otras han sido objeto de estudio por Theophrastus y Democritos respectivamente (37).

Se utiliza por primera vez el término alelopatía, refiriéndose a las interacciones bioquímicas entre todo tipo de plantas, incluyéndose a los microorganismos (6). Estos se tienen en cuenta, pues son los encargados de alterar la composición de las sustancias presentes en el suelo, ya que poseen la capacidad de metabolizar los productos alelopáticos, llegando a sintetizar otros, cuya acción pueda ser muy diferente a la de las sustancias químicas elaboradas por ello y que ocurren o no en el reino animal.

Se introdujo primeramente el concepto de alelopatía en las prácticas agrícolas, con la finalidad de explotar los cultivos o variedades con alto potencial alelopático, para inhibir el crecimiento y desarrollo de malezas y, por tanto, disminuir el uso de herbicidas (38).

La alelopatía se muestra como un fenómeno de excreción de sustancias (exudados) con efecto inhibitorio, estimulante e incluso autotóxico proveniente de las partes aéreas o subterráneas, ya sean muertas o producto de su descomposición en el suelo, donde los efectos que se puedan producir estarían determinados por (39):

- plantas indeseables sobre los cultivos
- ellas mismas o por los cultivos sobre las plantas indeseables
- diferentes cultivos o un cultivo sobre sí mismo.

Si los agentes fitotóxicos fueran desechos metabólicos secundarios de otras vías, serían relativamente simples, estables, tendrían bajas tasas de renovación y serían probablemente uniformes en la mayoría de las plantas y poco cambiantes en el curso de la evolución (40).

En la formación de fenoles y terpenos (que se encuentran entre los compuestos con mayor reputación de ser fitotoxinas), no se observan productos intermedios, sino productos finales que requieren un gasto metabólico en diversas vías metabólicas, así que las plantas que los excretan efectúan un importante trabajo para producirlos (41).

Las sustancias con capacidad alelopática metabólica sin utilidad, o con algún uso originariamente positivo para la planta como protección frente a herbívoros y fitófagos, o como resistencia frente a enfermedades, son productos que muestran toxicidad elevada para la propia planta (42, 43). Se presume que los agentes alelopáticos pueden cumplir funciones reguladores de almacenamiento o de síntesis de moléculas más complejas no esclarecidas aún. La función primordial de la liberación de agentes alelopáticos al medio sería evitar la autotoxicidad y solo secundariamente la planta emisora conseguiría una ventaja adoptiva (31, 44, 45).

Las plantas que han evolucionado serán resistentes a los compuestos potencialmente fitotóxicos, mientras que las plantas originarias de ecosistemas diferentes serán más

susceptibles a las fitotoxinas que se produzcan en el ecosistema. Puede concluirse que la alelopatía no es un fenómeno ampliamente extendido, pues aquellas plantas que hayan coevolucionado serán en general tan resistentes a los agentes aleloquímicos de su vecina como ella misma, con lo que no se conseguiría ninguna ventaja competitiva (31).

Los suelos enfermos en la agricultura podrían deberse a exudados de plantas de cultivo y la rotación de estos podría ayudar a aliviar el problema. Se observó en el campo que la presencia de cardos es nociva para la avena, igualmente la Euforia es nociva para el lino y las plantas de centeno lo son para las de trigo (*Triticum aestivum*) (3).

Los antecedentes señalados anteriormente indican que desde tiempos atrás, se han observado casos de alelopatía, pero no fue sino después de 1 900 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 (46).

En plantaciones de tomate y alfalfa, se encontró que en un radio de hasta 25 m del tronco del nogal, las plantas situadas en un radio de hasta 16 m morían mientras las situadas más allá 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 (47).

En la práctica, se hace difícil discernir si el efecto de una planta sobre otra se debe a alelopatía o a competencia. Es por ello que se ha sugerido el uso del término «interferencia» para referirse al conjunto de todos los efectos perjudiciales de una planta sobre otra, donde se engloban de esta manera los efectos alelopáticos y los competitivos (43).

MECANISMOS DE ACCIÓN DE LOS AGENTES ALELOPÁTICOS

Limitaciones en el estudio de los mecanismos de acción. Debido a la diversidad de las naturalezas químicas de los diferentes agentes alelopáticos, no existe un mecanismo de acción único que explique la manera en que estos 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 alguna actividad en bioensayos en laboratorio. Esto se debe a que frecuentemente existen interacciones sinérgicas y aditivas, lo cual dificulta determinar la actuación de cada compuesto. Esa presencia mínima de sustancia también dificulta su recuperación, para ser utilizadas 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. Es evidente la importancia del estudio de cómo actúan estas sustancias, si se tiene en cuenta que son solo doce aproximadamente los sitios moleculares de acción de los herbicidas conocidos actualmente utilizados en la 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 este problema (23).

Por todo lo señalado anteriormente, falta todavía más claridad respecto a cómo afectan el crecimiento de las plantas receptoras. Lo más estudiado 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 sus moléculas marcadas

con C¹⁴. Esto permite entender a qué partes son predominantemente transportados y en qué tejidos es factible que ejerzan su acción (23). Los primeros estudios de este tipo mostraron que las semillas en germinación de lechuga (*Lactuca sativa*) y cebada son capaces de incorporar cumarina y los ácidos cinámico, cafeico y ferúlico. Otros trabajos 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 (48).

Alteraciones hormonales provocadas por agentes alelopáticos. Los compuestos fenólicos pueden reducir o incrementar la concentración de ácido indol acético (AIA), una fitohormona del grupo de las auxinas. Monofenoles tales como los ácidos p-hidroxibenzoico, vainílico, p-cumárico y siringico reducen la disponibilidad de AIA promoviendo su descarboxilación. En contraste, muchos difenoles y polifenoles (ej. los ácidos clorogénico, caféico, 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 monofenoles 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 (48).

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 (49).

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 membranas. Esta actividad guarda correlación con la inhibición de crecimiento inducido por auxinas en secciones de coleóptilo de avena. Por ello, se plantea que la toxicidad de los ácidos hidroxámicos se debe a la interferencia que provocan en la actividad normal de las auxinas (48).

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 estas últimas descritos anteriormente, hasta el presente no se han detectado cambios que se espera provocarían lo mismo 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 (50).

Varios compuestos fenólicos inhiben la acción de otras fitohormonas, como las giberelinas, ya sea por unión a la molécula hormonal o por bloqueo del proceso mediado por ellas. 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 fosfatasa ácida en endosperma de semillas de cebada. En simiente de maíz, el ácido ferúlico provoca un efecto similar (49).

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 los 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 al

ácido ferúlico y otros compuestos fenólicos ha sido correlacionada con el incremento en los niveles de ácido abscísico (31, 43).

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 conduce 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 (48).

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. Existe un incremento en la actividad de las enzimas cuando estas 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 (peroxidasa, 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 (51).

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 la 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 (23).

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; sin embargo, a concentraciones altas, provocan el cierre de los estomas e inhibe el 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 sugiere que el sitio blanco de acción de estas sustancias es otro (29).

Ciertos flavonoides parecen interferir en la organización funcional o estructural del cloroplasto. El quempferol, 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 desacoplar la fotofosforilación. Compuestos de otro tipo como el alcaloide gramina también provocan desacople en el transporte de electrones (29).

Efectos sobre la respiración. Para estudiar el efecto de los aleloquímicos sobre la respiración, normalmente se ensayan esos 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 (22). Flavonoides tales como la quercetina, naringenina y umbeliferona inhiben la producción de ATP en la mitocondria (23).

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 su estructura y permeabilidad. Otras sustancias como el ácido hidroxibutírico también presente en rastrojos, provoca efectos similares (48).

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 su permeabilidad 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 en las raíces de la planta después de tres a seis 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 (51).

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 siete semanas con el ácido clorogénico en *Amaranthus retroflexus* mostraron alteraciones en los contenidos minerales de esta especie. Los niveles de fósforo descendieron y se incrementaron los de nitrógeno, sin sufrir alteraciones los de potasio (27).

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 del 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 (29). *Modelo de acción alelopática de compuestos fenólicos.* Si bien muchos compuestos fenólicos actuarían a nivel celular simultáneamente en varios blancos alterándolos fisiológicamente, parece que algunos efectos son más importantes que otros y es central la acción que estas sustancias tienen sobre la membrana plasmática (29), para provocar la interrupción de la mayoría de los restantes procesos en que están involucrados (Figura 1).

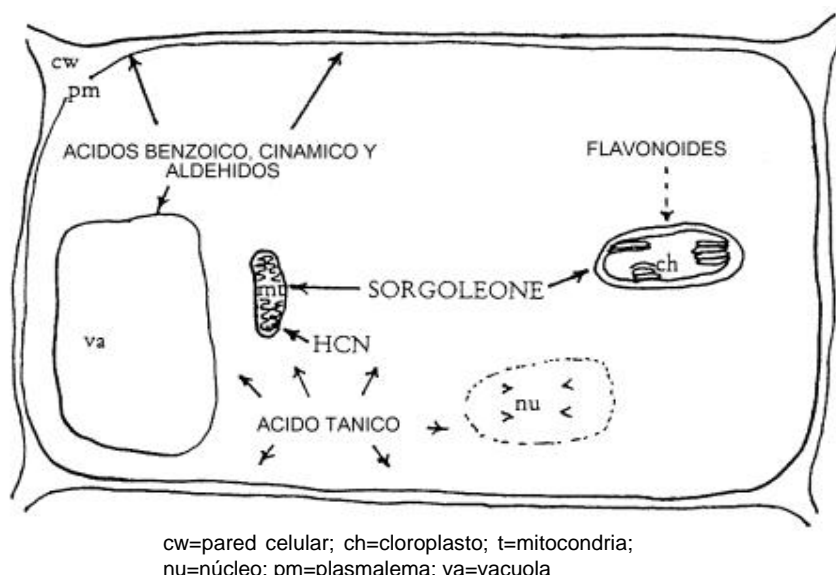


Figura 1. Modelo que ilustra los sitios de acción de agentes alelopáticos del sorgo en la fisiología celular. Algunos sitios primarios de acción deletérea están sugeridos por flechas

SIGNIFICADO AGROECOLÓGICO Y EVOLUTIVO DE LA ALELOPATÍA

Aún permanece sin esclarecer el papel que juegan numerosos metabolitos secundarios de las plantas, que constituyen un punto de análisis tanto para los ecólogos como para los fisiólogos vegetales (31, 52, 53).

Se le confiere a la paja de *Tagetes patula* L un alto poder de inhibición en la germinación de *Euphorbia heterophylla* L, *Amaranthus spp*, *Desmodium purpureum* y *Momordica charantia* L., sin afectar el cultivo del maíz (29).

En los residuos de maíz se ha observado que tienen efecto inhibitorio sobre las plantas de trigo (2).

Se encontró que el frijol y el sorgo son afectados por los residuos de la yuca, por los de *T. patula* y por la propia hojarasca del frijol, y los residuos de trigo, avena, maíz y sorgo contienen sustancias alelopáticas solubles en agua, con propiedades reguladoras del crecimiento que reducen el crecimiento de las plántulas de trigo. La persistencia de esos efectos es de cerca de dos semanas, en el caso de las del trigo y la avena, y de 22 a 28 semanas en las de maíz y sorgo. La susceptibilidad del trigo es variable con el cultivar (11, 29).

Los estudios sobre alelopatía comenzaron a multiplicarse a partir de la aparición del fenómeno de la fatiga del suelo, así como la eliminación aparente de una especie por otra, por lo que se comenzó a estudiar de forma científica el problema de la alelopatía (25).

Aún se utilizan toda una serie de sinónimos para el término alelopatía, tales como guerra química (54), teletoxicidad (25), fitotoxidad, aleloquímica, antibiosis (52). A los compuestos químicos responsables de los fenómenos alelopáticos se les conoce como toxinas, fitotoxinas, agentes aleloquímicos o agentes alelopáticos (2) o incluso antibióticos o venenos (53).

LA ALELOPATÍA EN LA AGRICULTURA

Exudados radiculares. Por exudados radiculares se entienden todos aquellos compuestos orgánicos, liberados al medio por las raíces de plantas sanas e intactas (20). En condiciones no estériles de trabajo, se hace difícil establecer si los compuestos detectados son realmente excretados por las raíces, o son el resultado de la actividad de microorganismos presentes en el suelo o medio de cultivo.

Un gran número de plantas exudan una variada gama de compuestos orgánicos en condiciones estériles de trabajo. 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 estos compuestos fitotóxicos son producidos tanto por ciertas especies cultivadas como por especies no cultivadas, entre las cuales se incluyen las malezas (55).

Entre las especies cultivadas que presentan estas características, se pueden citar: el centeno, la avena, la cebada, el maíz, el tomate y el pepino, entre otros. También son varias las especies no cultivadas y malezas que producen exudados radicales inhibitorios para otras especies, entre las cuales se pueden citar:

- ⇒ *Setaria faberii* Herm (Pega-Pega), *Sorghum halepense* (L) Pers. (Maicillo),
- ⇒ *Aristida* sp (Coiron), *Bromus* sp (Pasto del perro) y *Digitaria sanguinalis* (L.)
- ⇒ Scop. (Pata de gallina).

Son varios los factores que pueden afectar las exudaciones en las raíces producidas por una especie determinada. Dentro de ellos los más importantes serían: edad de la planta, temperatura, luz, nutrición, medio de cultivo y enfermedades en las raíces (55).

Efectos de los residuos. Se evaluó la influencia alelopática de extractos acuosos de girasol en la germinación y el crecimiento de plántulas de trigo, donde se observó que los extractos acuosos de girasol a una concentración de 25, 50, 75 y 100 % mostraron efecto inhibitorio en la germinación del trigo, difiriendo significativamente del resto de los tratamientos. En el crecimiento de las plántulas no se encontró diferencia significativa en la raíz, por el contrario de las longitudes de las plántulas que son mayores, y estas a su vez no influyen para las masas frescas y secas comparándolas con el testigo (56).

Al estudiar el efecto de extractos acuosos de *Cyperus rotundus*, *Sorghum halepense*, *Cynodon dactylon*, *Cannavalia ensiformes* y *Brassica napus*, sobre la germinación de semillas y el crecimiento de las plántulas de tomate, se observó que los extractos afectaron con mayor o menor intensidad todos los casos (57).

Por otra parte, los extractos acuosos de *Simsia amplexicaulis pers*, *Oxalis*, *Cyperus rotundus* y *Brassica campestris* L., provocaron efectos inhibitorios sobre algunos cultivos como cebolla, frijol, maíz, sorgo y trigo; en cada uno de ellos se afectó la germinación, la longitud, el número de raíces y la altura de la planta (58).

En estudios de campo realizados, se evaluó la interferencia de *Euphorbia heterophylla* sobre el cultivo de soya, donde dichos estudios concluyeron que a distancias entre 10, 20 y 40 cm entre la maleza y el cultivo, se hallaron los índices más bajos de materia seca para ambas especies y que el rendimiento de la soya fue afectado cuando se comparó a distancias entre 80 y 100 cm (59).

Ciertas malezas perennes como *Lantana cámara*, grama falsa o del norte (*Agropyron repens*), el pasto Jonson, la chufa y ciertas mostazas (*Brassica negra*), son particularmente dañinas. Otros géneros que incluyen especies conocidas por sus efectos alelopáticos son: Ambrosia, Avena, Bromus, Helianthus, Palygonum, Portulaca y Setaria (34).

En otros estudios, se han evaluado las interferencias de otras especies de malezas sobre el cultivo de la soya, como es el caso de *Rottboellia cochinchinensis*, que afectó las masas fresca y seca de la soya sembrada a 20 cm de distancia durante 10 semanas, donde ambas especies redujeron sus pesos en aproximadamente 80 % (60).

Las especies *Cucurbita pepo*, *Cyperus rotundus* y *Sorghum halepense* mostraron potencial alelopático negativo sobre el crecimiento normal del epicotilo de plántulas de tomate; así mismo se comprobó el efecto negativo sobre la

normalidad del cultivo, de estas especies y de otras como: *Parthenium hysterophorus* y *Raphanus comunis* (61).

Algunos estudios llevados a cabo han demostrado que el millo controla el 93 % de la población de la maleza *Trianthema portulacastrum*, comparada con el maíz, sorgo y caupí (62).

Se experimentó el potencial alelopático del arroz para el control de malezas de varias especies como: *Heteranthera limosa*, *Mañana eoecívea*, *Rottboellia* y *Brachiaria platyphylla*; también se observó en pruebas de campo la reducción del crecimiento de dos especies de malezas: *Echinochloa crus-galli* y *Cyperus rotundus* (63).

En un experimento en condiciones semicontroladas, se demostró que varias especies de *Sorghum* tuvieron efectos alelopáticos sobre la germinación, el ahijamiento y la longitud de las raíces en rábano, trigo, arroz y maíz (64). La sensibilidad de varias especies de cultivos y malezas con residuos de raíces de cereal (*Apium graveolens* L.) incorporados al suelo, fue determinada en experimentos realizados en condiciones de laboratorio, donde se encontró que de las especies tratadas (*Amaranthus spinosus* L. y *Portulaca oleracea* L.), la que más se afectó fue *Amaranthus spinosus* L., mientras que en los cultivos el rábano (*Raphanus sativus* L.) fue el más sensible a los residuos de cereal (65, 66).

El frijol y el sorgo son afectados por los residuos de *Manihot esculentus* y por la propia paja del frijol (67); el extracto líquido de la paja del arroz en descomposición, inhibió el crecimiento de tres especies de rizobium en cada lámina de agar y redujo la fijación del nitrógeno en el frijol negro (68).

El girasol ha sido uno de los cultivos más estudiados por su alto potencial alelopático sobre especies de malezas y sobre otros cultivos de importancia económica (46, 63, 69 al 76).

Se evaluaron en plántulas de linaza las influencias alelopáticas de extractos acuosos de girasol y sus

efectos en la germinación y el crecimiento de las plántulas, donde se encontró que la germinación; las masas fresca y seca de las raíces aumentaron las longitudes a una concentración de 25 %. Estos parámetros mostraron disminución cuando se aumentaron las concentraciones a 50, 75 y 100 % en los tratamientos. El análisis químico también indicó que las plántulas crecidas en 25 % de extractos acuosos de girasol tenían el porcentaje de proteína, potasio, fósforo y almidón más alto con respecto al testigo. Se ha concluido que el extracto acuoso del girasol estimula a la más baja concentración y el efecto inhibitorio a las concentraciones más altas (55).

Se realizaron varios ensayos, en condiciones de laboratorio, para comprobar el efecto provocado por extractos acuosos, al 5 y 10 %, de *Cyperus rotundus* L., *Euphorbia heterophylla* y *Parthenium hysterophorus* L. aplicados a girasol, maíz, frijol, soja y algodón. Los mayores efectos inhibitorios lo provocaron las malezas *P. hysterophorus* y *C. rotundus* al 10 % sobre los cultivos de girasol, maíz y algodón, disminuyendo tanto su germinación como la elongación del tallo y las raíces. Al final del ensayo se llegó a la conclusión de que el frijol y la soja son resistentes al efecto alelopático de estas malezas (55).

En experimentos de campo se demostró que *Phaseolus vulgaris* L. no sobrevivió cuando se sembró junto a *Eucaliptus terricornis*, lo cual se demostró posteriormente en ensayos de laboratorio, donde las hojas de este árbol lixiviaron toxinas que afectaron hasta un 100 % del cultivo (77). Durante la preparación del suelo, en ocasiones se incorporan altos volúmenes de malezas que, potencialmente, pueden liberar a estas sustancias alelopáticas.

Se mezclaron residuos de varias malezas con suelo en diferentes concentraciones y se evaluó su efecto sobre los cultivos de trigo y girasol. De las especies probadas, *Chenopodium album* L. provocó los mayores efectos inhibitorios sobre la germinación y el crecimiento, que lle-

gó a causar mortalidad, en ambos cultivos, con las mayores concentraciones (77).

La distribución espacial de los cultivos y la distancia entre hileras, tienen una gran importancia en la regulación de la vegetación indeseable en un sistema de cultivo, no solo por un efecto de competencia, sino por el efecto alelopático que pueden provocar con la distribución y concentración de exudados al suelo (78).

La rotación de cultivos, las plantas de cobertura y los abonos verdes revisten una gran importancia en las tecnologías actuales de la producción agrícola (18). Sin embargo, es necesario tener muy en cuenta las relaciones que se establecen entre las especies que interactúan en estos sistemas (79).

El cultivo de la cebada es afectado por sustancias alelopáticas de cultivos establecidos anteriormente en el mismo suelo. La mayor reducción ocurrió después del cultivo del algodón, pero al entrar en la rotación después de soja, dicho cultivo se vio estimulado. Resultados obtenidos con la paja y residuos de cosecha de arroz inhiben considerablemente la germinación y el crecimiento inicial de la avena y el trigo, y totalmente la lenteja (77).

Después de varios experimentos, se demostró que *Sorghum hybridus* presenta un efecto alelopático inhibitorio marcado sobre el cultivo del trigo, y que cuando se emplean sistemas de rotación con ambas especies, se afectan grandemente los rendimientos del trigo, si no se espera el tiempo necesario para eliminar las sustancias tóxicas del suelo (80).

Algunas especies cultivadas han mostrado efectos autotóxicos cuando se cultivan continuamente sobre el mismo suelo. En experimentos realizados, se detectó que cultivos continuos de *Colocasia esculenta* provocaban un decrecimiento superior al 50 % de los rendimientos. Al comparar las propiedades químicas del suelo en cuanto a C, N y ácido fosfórico asimilables, las diferencias con respecto al suelo del cultivo en

rotación con otras especies, no fueron significativas; sin embargo, encontraron que extractos de *C. esculenta* reducen el largo del epicotilo y de las raíces en un 87 y 68 % respectivamente, comparados con el control. Al realizar la prueba con residuos en el suelo encontraron el mismo efecto (55).

En el cultivo de girasol (*Helianthus spp.*) existe poca presencia de malezas, debido a su fuerte acción alelopática contra diversas especies, que puede llegar a ser autotóxica con altas concentraciones (29).

El maíz en particular produce metabolitos secundarios en hojas, raíces y polen (ácido hidroxámico, fenilacético, fenilbutírico y benzóico). Algunos de estos compuestos poseen actividad alelopática, lo que explica el porqué algunos campesinos aseguran que la fructificación de la calabaza (*Cucurbita pepo* L), el chayote (*Sechium edule* S.W.) y la sandía (*Citrillus vulgaris* L) puede ser reducida por el polen del maíz que cae sobre estas plantas o que las hojas de frijol muestren síntomas de intoxicación con el mismo tipo de polen (75).

USOS DE LA ALELOPATÍA EN LA AGRICULTURA

- * El aislamiento y la identificación de los productos naturales tóxicos, podrían dar como resultado una síntesis de ellos o sus análogos para su uso como herbicidas.
- * La utilización de plantas acompañantes, selectivamente alelopáticas, pero que no interfieran apreciablemente en el crecimiento del cultivo.
- * El uso de un cultivo en rotación, en secuencia de cultivos, que no puede ser cosechado pero que pudiera tener toxicidad hacia las malezas por exudación o descomposición de sus residuos.
- * Utilización de pajas y residuos de cosecha (*mulch*) que supriman el crecimiento de las malezas por vía alelopática en cultivos anuales y perennes dentro del ecosistema.
- * Algunos problemas de patología vegetal también muestran su relación con el problema alelopático (63), lo que indica que un buen número de hongos parásitos producen masas de esporas, que permanecen en estado de letargo hasta que dispongan de un medio de dispersión.
- * La manipulación de semillas de malezas, que favorece su germinación mediante el uso de compuestos químicos vegetales (81).
- * En varios experimentos, se evaluó el potencial herbicida de la alfalfa sobre las malezas y llegaron a la conclusión de que por su gran efecto sobre muchas especies, dentro de las que se encuentra *Digitaria sanguinalis* Linn y *Amaranthus sp*, los residuos de dicho cultivo pueden utilizarse como herbicida natural. Las sustancias alelopáticas, sus análogos químicos y derivados, constituyen una fuente valiosa para sintetizar los herbicidas del futuro, especialmente para el control de malezas por medio de sustancias naturales menos dañinas al ambiente (82).
- * La utilización de residuos alelopáticos como una herramienta de manejo en las plantas puede ser uno de los usos más prácticos aplicables de la alelopatía en los agroecosistemas. De todas las estrategias posibles de desarrollo de la alelopatía para el control de malas hierbas, el manejo de residuos tóxicos es el de resultados disponibles más exitosos y reales (35, 83).
- * La mayor inhibición de los residuos de las plantas ocurre cuando la descomposición del residuo es en fases tempranas, mientras que en fases tardías declina la inhibición y la estimulación emerge. La inhibición y los períodos estimulantes pueden ser manipulados a través de una amplia variedad de manejos (83).
- * El uso de extractos, como vía alternativa en el manejo de herbicidas, da a conocer el comportamiento alelopático de especies

como el girasol sobre varias especies de malezas (84).

- * Existe un gran número de especies, cuya presencia se ha demostrado que tiene un efecto inhibitorio en algunas malas hierbas. La lista incluye: remolacha (*Beta vulgaris*, L.), frijol chocho (*Lupinus sp.*, L.), maíz (*Zea mays*, Lin.), trigo (*Triticum vulgaris*, Willd.), avena (*Avena sativa*, Lin.) chícharos (*Pisum sativum*, Lin.), trigo sarraceno (*Fagopyrum esculentum*, Gaertn.), trigo graso peludo (*Vicia villosa* Roth), y pepino (*Cucumis sativus*, Lin.) (2).
- * Otra aplicación importante de la alelopatía es el control orgánico de insectos y plagas con el uso de algunos cultivos alelopáticos (85).

ALELOPATÍA DE CULTIVOS SOBRE MALEZAS

El efecto alelopático de los cultivos sobre las malezas es poco común, pero se verificó que los extractos acuosos de semillas y raíces de cebada (cultivo con acción competidora sobre malezas) tenían efectos inhibitorios sobre la germinación de la *Stellaria media* y menos sobre la *Capsella bursa* sin afectar el cultivo del trigo (40). Se observó también que los extractos de raíces vivas eran más efectivos que las muertas, lo que indicaba una secreción metabólica de sustancias alelopáticas que causaban inhibición en el crecimiento.

Las malezas en los sistemas de cultivos son frecuentemente consideradas por causar daños en el rendimiento de los cultivos. Sin embargo, la interacción entre malezas y cultivos puede ser positiva. En un estudio donde las cantidades controladas de mostaza salvaje (*Brassica campestris*) fueron interplantadas con brócolis (*Brassica oleracea*) var. Premium crop, se obtuvo como resultado un incremento en la cosecha de un 50 % comparada con brócolis solamente (86).

Al realizar un estudio donde se comprobó el efecto alelopático del centeno sobre el mastuerzo, que a su vez es alelopático para el millo

japonés, se propuso la utilización del centeno como cultivo de cobertura, que puede ser usado como controlador de esta maleza en lugar de la aplicación de herbicidas químicos (20).

Se realizó un estudio con el objetivo de conocer el comportamiento alelopático del extracto de girasol (*Helianthus annuus*, L.) en la germinación y el desarrollo de las malezas asociadas al cultivo, donde se comprobó el carácter inhibitorio del extracto de este cultivo sobre: Don Carlos (*Sorghum halepense*), hierba lechosa (*Euphorbia heterophylla*), cebolleta (*Cyperus rotundus*), verdolaga (*Portulaca oleraceae*) y el bleo (*Amaranthus dubius*) (19).

CONSIDERACIONES GENERALES

El uso de coberturas en el suelo es una técnica muy antigua, utilizada hace más de una centuria, donde pequeños agricultores establecían sus cultivos cubriéndolos. Esta técnica era aplicada frecuentemente por propietarios de pequeñas parcelas, los cuales desarrollaban una agricultura orgánica de recursos minoritarios, que hacen énfasis en la potenciación de los medios que lo rodean. En nuestro país en esta última década ha venido desarrollándose el uso de estos materiales en pequeñas áreas.

Dadas las múltiples investigaciones se conoce el efecto beneficioso que nos aporta esta técnica; entre ellas tenemos que controla el desarrollo de malezas, conserva la humedad del suelo, etc. Producto de la profundización científica e interrogantes aportadas por productores, investigadores y agricultores, en general, se han realizado estudios del impacto que determinan dichos materiales vegetales sobre el cultivo establecido, el que se comporta de forma desigual según el cobertor vegetal utilizado, lo que complementa la presencia de interacciones entre estos.

Conocer el efecto de los cobertores sobre los cultivos, permite utilizar las prácticas agronómicas más convenientes en cada caso; entre

ellas, establecer los patrones de siembra y secuencia de rotación, para evitar de esta manera reducciones en la germinación de las semillas, en la emergencia de las plantas o en su ulterior crecimiento, para que esto permita dar respuestas a la amplia demanda existente, tanto en lo referente a los volúmenes de semilla que demanda la producción, como a la calidad de la semilla producida.

REFERENCIAS

1. Setyowati, N. y Simaramata, M. HPCL identification of allelopathic compounds from Lantana camara. *Journal-Agrotopika. Indonesia*, 1999, vol. 4(1), p.37-41.
2. Rice, E. L. Allelopathy. 2 ed. London:Academic Press, 1984.
3. Candolle, A. de. Physiologie vegetale, 1832.
4. Pickering, S. V. The effect of one plant on another. *Ann.Bot.*, 1917, vol. 31, p. 181-187.
5. Pickering, S.V. The action of crop on another. *Jour. Roy. Hort. Soc.* 43:372- 380, 1919.
6. Molisch, H. Der Einfluss eine Pflanze auf die andere : Allelopathie. Jena:Gustav Fischer, 1937, 106 p.
7. Bonner, J. The role of toxic substances in the interaction of higher plants. *Bot. Rev.*, 1950, vol. 16, p. 51-65.
8. Grümmer, G. Die gegenseitige Beeinflussung hoherer pflanzen-Allelopathy. Gustav Fischer. 1955, 162 p.
9. Borner, H. Liberation of organic substances from higher plants and their role in the soil sickness problem. *Bot. Rev.*, 1960, vol. 26, p. 393-424.
10. Nicholas, A. Alelopatía. CIDA. *Información Express*, 1987, vol. 11, no. 3, p. 24-26.
11. Almeida, F. S. Alelopatía e as plantas. Londrina:IAPAR, 1988, 60 p.
12. Scheles, D.; Krause, G. T. y Mursl, T. Allelopathy bibliografic: Allelopathy chemical interactions between higher plants. Halle Universitt-ind. Londes bibliothek sachsen-anhalton, 1989, vol. 30, p. 8-10.
13. Cayon, C. G. Manejo de malezas en el cultivo del plátano. *Revista Agricultura Tropical*, 1992, vol. 4, p. 8-14.

14. Camero, F. G. Efecto alelopático de la cebolleta (*Cyperus rotundus*) en los primeros estadios de la caña de azúcar (*Sacharum officinarum*). [Tesis de Diploma]; ISCAH, 1992.
15. Mejias, J. Manual de alelopatía básica y producto botánico. Santa Fe de Bogotá: Universidad de Caldas. 1995.
16. Barceló, J.; Nicolás, G.; Sabater, G. y Sánchez, R. Acido abscísico y otros inhibidores S.A. 7ma ed. Madrid, 1995. p. 416-431.
17. Beltrán, L. R. Estudio del potencial alelopático del girasol (*Helianthus annuus* L.) sobre diferentes cultivos económicos en sistemas de policultivos. La Habana. Centro de Estudios de Agroecología y Agricultura Sostenible ISCAH. 53 p. Tesis de Maestría, 1996.
18. Cruz, R. de la. La alelopatía en el manejo de malezas. Material didáctico. Curso de Malezas, Estudio de Postgrado. Turrialba: CATIE, 1998.
19. Puente, M. Efectos alelopáticos del cultivo del girasol (*Helianthus annuus* L.) sobre malezas asociadas y cultivos de importancia económica. [Tesis de maestría]; UCLV, 1998.
20. Hickman, M.; Foley, M. y Mack, S. A bioassay and examination of allelopathy in selected accessions of *Secale* ssp. Tektran (United States Department of Agriculture. Agricultural Research Service, 1999.
21. Pazmiño, A. Fisiología Vegetal. Santiago de Chile: Universidad de Chile, 1999.
22. An, M.; Pratley, J. y Haig, T. Allelopathy: from concept to reality, 2000.
23. Alelopatías: Interacciones químicas entre plantas. [Consultado en noviembre 2003]. Disponible en: <<http://www.webcolombia.com>. 2003>.
24. Whittaker, R. H. The biochemical ecology of higher plants. En Chemical Ecology, New York: Academic Press, 1970, 336 p.
25. Leeme, L. Précis d'écologie végétale, Ed. Masson. 1978.
26. Whittaker, R. H. The chemistry of communities. En: Biochemical interactions among plants, 1971.
27. Rabotnov, T. A. On the allelopathy in the phytocenosis Izo Akad Nauk Ser Biology, 1974, vol. 6, p. 811-820.
28. Muller, W. H. y Muller, C. H. Bull. Torrey Bot. Club. 1964, vol. 91, p. 327-330.
29. Einhellig, F. A. Allelopathy: current status and future goals. Pages 1-24 in Inderjit, K.M. Dakshini & F.A. Einhellig (eds.). Allelopathy: organisms, processes, and applications. Washington: American Chemical Society, 1995, p. 1-24.
30. IAS (Internacional Allelopathy Society). First World Congress on Allelopathy: A science for the future. Cadiz, Spain, 1996.
31. Muller, C. H. The role of allelopathy and the evolution of vegetation. En Biochemical Coevolution, Oregon: Univ. Press, 1970, p. 13-32.
32. Blum, U. *et al.*. Modification of allelopathic effects of p-coumaric acid on morning glory seedling biomass by glucose, methionine, and nitrate. *Journal Chemistry Ecology*, 1992, vol. 19, p. 2791-2811.
33. Duke, S. O.; Dayan, F. y Rimaudo, A. Crop Protection Compendium. En: Proceedings of Special Lecture Meeting. Tokio (1998:Tokio), p. 1-11.
34. Bowen, J. E. Las alelopatías en la producción agrícola. *Agricultura de las Américas*, 1991, vol. 40, no. 1, p. 8-11.
35. Lovett, J. V. Allelopathic and self-defense in plants. *Australian weeds*, 1982, vol. 2, no. 1, p. 33-36.
36. Ives, J. Identificación de posibles interacciones alelopáticas de diferentes especies vegetales sobre el cultivo del arroz (*Oryza sativa*). [Tesis de Diploma]. UNAH, 2003.
37. Putman, A. R. Weed allelopathy. Weed physiology. Boca Raton: CRC press, 1985, p. 132-155.
38. Putman, A. R. y Duke, W. D. Biological suppression of weeds: evidence for allelopathy in accessions of cucumber. *Science*, 1974, vol. 185, p. 370-372.
39. Overland, L. The role of allelopathic of substances in the smother crop barley. *Am. J. Bot.* 1966, vol. 53, no. 5, p. 423-432.
40. Swain, T. Secondary compounds as protective agents. *Ann. Rev. Plant. Manage*, 1977, vol. 26, p. 50-55.
41. Stowe, L. G. y Kill, B. S. The role of toxins in plant-plant interactions. Handbook of natural toxins, *Plant fungal Toxins*, 1981, p. 707-741.
42. Bell, E. A. Toxic amino acids in Leguminosae. *Prog. Phytochemical*, 1980, vol. 7, p. 171-196.
43. Muller, C. H. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1966, vol. 93, p. 332-351.
44. Whittaker, R. M. The biochemical ecology of higher plants. En: Chemical Ecology. New York: Academic press, 1970, p. 336.
45. Malvolta, E. Manual de química agrícola. 2.ed. Sao Paulo: Ceres, 1976, p. 279-289.
46. Almeida, F. S. A. Saiba o que e alelopatia. *Lavoura arroceira*, 1987, vol. 40, no. 375, p. 13-23.
47. Massey, A. B. Antagonisms of the walnuts (*Juglans nigra*, L. and *Juglan cinera*, L) in certain plant associations. *Phytopathology*, 1925, vol. 5, p. 773-784.
48. Macias, F. A.; Galindo, J. C. y Molinillo, J. M. G. Plant Biocommunicators: application of allelopathic studies. Phytoconsult. Agency for research into plant compounds. Netherlands. [Consultado en enero 2004]. Disponible en: <<http://www.web.udlap.mx/2003>>.
49. Ballester, A. Estudio de sustancias de crecimiento aislados de *Erica cinerea* L. *Acta Científica Compostelana*, 1971, vol 8, no. 2, p. 79-84.
50. Tukey, H. B. Leaching of metabolites from above grown plant parts and its implication. Bull Torrey. *Bot. Club*. 1966, vol. 93, p. 385-401.
51. Moral, R. del y Muller, C. H. Effects of *Eucalyptus camaldulensis*. *Am. Midl. Nat.* 1975, vol. 83, p. 254-282.
52. Whittaker, R. H. y Feeny, P. P. Allelochemichs; Chemical interactions between species. *Science*, 1972, vol. 171, p. 757-770.
53. Krebs, Ch. J. Ecología. Ed. Pirámide, 1986.
54. Rice, E. L. y Panchoy, S. K. Inhibition of nitrification by climax Ecosystem II Additional Evidence and possible role of tannis. *Am.J.Bot.*, 1973, vol. 60, p. 691-702.
55. Mehhoob, N.; Saleem, B. y Qureshi, M. J. Plant and chemical environment. *Pakistan-Journal-of-Biological-Sciences*, 2000, vol. 3, no. 8, p. 1305-1307, 2000.
56. Ghafar-Un; Saleem-B. y Qureshi, M. J. Allelopathic effects of sunflower (*Helianthus annuus*) on germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum*, L). *Pakistan-Journal-of-Biological-Sciences*, 2000, vol. 3, no. 8, p. 1301-1302.

57. Castro, P. R. C. /et al./ Efectos alelopáticos de algunos extractos vegetales na germinação do tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill. cv. Santa Cruz). *Planta Dañina*, 1983, vol. 6, no. 2, p. 79-85.
58. Chacon, R. /et al./ Efecto alelopático de cuatro arvenses sobre cebada, frijol, maíz, sorgo y trigo. *Chapingo*, 1990, vol. 25, no. 71-72, p. 176-180.
59. Willard, T. S. /et al./ Interference of wild poinsettia (*Euphorbia heterophylla*) with soybean (*Glycine max*). *Weed Technology*, 1994, vol. 8, no. 4, p. 20-24.
60. Leujene, K. R. /et al./ Itchgrass (*Rottboellia cochinchinensis*). Interference in soybean (*Glycine max*). *Weed Technology*, 1994, vol. 8, no. 4, p. 26-30.
61. Urdininea, J. A. y Gómez, A. Efectos Alelopáticos de diferentes especies vegetales en la germinación del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.). [Trabajo de Diploma]; ISCAH, 1995.
62. Nawal, S. S. Allelopathic problems in Indian Agriculture and Prospects of Research. En: Allelopathy in Agriculture and Forestry. Nueva Delhi:Scientific Publisher, 1993, p. 1-23.
63. Dilday, R. M. Weed control: Which crop allelopathy. *Arkansas Farm Research*, 1994, vol. 41, no. 4, p. 14-15.
64. Sang-Yeal, K. Allelopathic activity and insolation of a toxic pound in sorghum (*Sorghum vulgare pers.*) Sang-Yeal Kim. Manila:College Philippines, 1992, 80 p.
65. Bewick, T. A. /et al./ Effects of celery (*Apium graveolens*) root residues on growth of various crops and weeds. *Weed Technology*, 1994, vol. 8, p. 625-629.
66. Nakahisa, K. /et al./ Study on the allelopathy of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Japanese Journal of Crop Science*, 1994, vol. 63, no. 2, p. 40-45.
67. Souza de Almeida, F. Saiba o que e alelopatia. *Lavoura Aroceira*, 1987, vol. 40, no. 375, p. 13-23.
68. Mallik, M. A. B. y Tesfai, K. Stimulation of *Bradyrhizobium japonicum* by allelochemicals from green plants. *Plant and Soil*, 1987, vol. 102, no. 2, p. 227-231.
69. Stephen, M. I. y Elater, B. Allelopathic effects of sunflower (*Helianthus annus*). *Weed Science*, 1986, vol. 30, no. 4, p. 272-276.
70. Bhowmik, P. C. y Doll, D. Allelopathic effects of annual weed residues on growth and nutrient uptake of corn and soybeans. *Agronomy Journal*, 1984, vol. 76, no. 3, p. 383-388.
71. Suzuki, T. E. y Waller, G. R. Allelopathy due to purine alkaloids in tea seeds during germination. *Plant and Soil*, 1987, vol. 98, no. 1, p. 131.
72. Munovic, S. Allelopathic effects of weed extracts on germination of crop seeds. *Japanese Journal of Crop Science*, 1994, vol. 19, no. 2, p. 93-102.
73. Frans, R. E. y Semidey, I. The role of allelopathic sunflower in cotton production. En: Proceedings of the International Weed Control Congress (1:1992:Manila), 1992.
74. Park, K. M. y Moody, K. Actividad alelopática e identificación de aleloquímicos en girasol (*Helianthus annus* L.). *Journal of Weed Science*, 1992, vol. 18, p. 25-29.
75. Morffi, G. O. El girasol (*Helianthus annus* L.). Un cultivo para la Agricultura Sostenible. La Habana: Lilibana Dimitrova, 1993.
76. Pandya, S. M. Role of allelopathy in crop weed interaction: Priority and prospect. Scientific Publisher, India, 1994. p. 59-74.
77. Prasad, M. N. V, Subashini, P. Mimosine inhibited seed germination, seedling growth, and enzymes of *Oryza sativa*, L. J. Chem. Ecol. New York: Plenum Publishing Corporation. July 1994. Vol 20, no. 7, p. 1689-1696.
78. Komai, C. S.; Tang-CS Nisimoto, R. K. Phenolic composition and its seasonal variation in *Calluna vulgaris*. *Phytochemistry*, 1991, vol. 21, p. 1397-1401.
79. Labrada, R.; García, R. y Báez, E. Alelopatía de malezas perennes sobre distintas plantas cultivables. I: Efecto sobre la germinación. *Ciencia y Técnica de la Agricultura: Serie Protección de Plantas*, 1986, vol. 9, no. 4, p. 71-73.
80. Ben-Hammouda, M.; Kremer R.J; Minor, H.C. Phytotoxicity of extracts from sorghum plant components on wheat seedlings. *Crop Science*, 1995, vol. 35, no. 6, p. 1652-1656.
81. Waller, G. R. Biochemical frautiers of allelopathy. *Biologia Plantarum*, 1989, vol. 31, no. 2, p. 408-445.
82. Chou, C. H. Allelopathy in relation to agricultural productivity in Taiwan: problems and prospects. En: Allelopathy: Basic and applied aspects. London: Champman and Hall, 1992, p. 179-204.
83. Putman, A. R. The science of allelopathy. New York:John Wiley & Sons, 1986.
84. Puente M. Potencial alelopático del girasol (*Helianthus annus* L.): una vía alternativa en el manejo de herbicidas para una agricultura sustentable, 1999.
85. Gizasa, M. J., Souto C. Allelopathy: Field observations and methodology. (S. S: Narval y P. Tauro Eds), Jodhpur:Scientific Publishers, 2001, p. 213-231.
86. Jiménez, A. y Mimoto, H. Evaluation of allelopathy in *Crotalaria* by using a seed pack growth pauch. College & Agriculture, Sakai:University of Osaka Prefecture, 1987. 593 p.

Recibido: 31 de octubre de 2005

Aceptado: 22 de septiembre de 2006