

**Alelopatia? Não sei! Nunca Vi! Eu só ouço falar!**

**Allelopathy? I don't know! I've never seen! I only hear about it!**

**¿Alelopatía? ¿No sé! ¿Nunca vi! ¿Solo escuché sobre eso!**

Recebido: 03/12/2020 | Revisado: 04/12/2020 | Aceito: 16/12/2020 | Publicado: 19/12/2020

**José Weverton Almeida-Bezerra**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0966-9750>

Universidade Federal de Pernambuco, Brasil

E-mail: [weverton.almeida@urca.br](mailto:weverton.almeida@urca.br)

**José Wellington Macêdo Viana**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5785-200X>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [wellingtonmacedo1819@gmail.com](mailto:wellingtonmacedo1819@gmail.com)

**Viviane Bezerra da Silva**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0581-2609>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [viviane.silva@urca.br](mailto:viviane.silva@urca.br)

**Adrielle Rodrigues Costa**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1518-0115>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [adrielle.arc@hotmail.com](mailto:adrielle.arc@hotmail.com)

**Maria Haiele Nogueira da Costa**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0316-0830>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [haielecosta@gmail.com](mailto:haielecosta@gmail.com)

**Marcos Aurélio Figueiredo dos Santos**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-5242>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [marcos.figueiredo@urca.br](mailto:marcos.figueiredo@urca.br)

**Gledson Ferreira Macedo**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2609-6894>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [gled\\_fer@yahoo.com.br](mailto:gled_fer@yahoo.com.br)

**Elvis Estilak Lima**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1707-6736>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [elviselima@gmail.com](mailto:elviselima@gmail.com)

**Isabella Hevily Silva Torquato**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6476-2045>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [isabella.torquato@urca.br](mailto:isabella.torquato@urca.br)

**Joice Layanne Guimarães Rodrigues**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0683-5602>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [joicelayanne17@gmail.com](mailto:joicelayanne17@gmail.com)

**Pedro Hudson Rodrigues Teixeira**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5909-7642>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [pedrohudson@yahoo.com.br](mailto:pedrohudson@yahoo.com.br)

**João Paulo Camilo de Oliveira**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0286-1149>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [camilodeoliveirajoapaulo35@gmail.com](mailto:camilodeoliveirajoapaulo35@gmail.com)

**Adriano Pereira Batista**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1919-4020>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [adriano.pbatista@outlook.com](mailto:adriano.pbatista@outlook.com)

**Francisco Vivaldo Alves de Sousa**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6117-1020>

Universidade Estadual do Ceará, Brasil

E-mail: [vivaldo.sousa@aluno.uece.br](mailto:vivaldo.sousa@aluno.uece.br)

**Crispiniano Macedo Pereira**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4334-7605>

Universidade Regional do Cariri, Brasil

E-mail: [crispinianop@gmail.com](mailto:crispinianop@gmail.com)

**Dennis Bezerra Correia**

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7782-4767>

## Resumo

Alelopatia é definida pela Sociedade Internacional de Alelopatia como a ciência que estuda qualquer processo envolvendo essencialmente os metabólitos secundários produzidos pelas plantas, algas, bactérias e fungos que influenciam o crescimento e desenvolvimento de sistemas agrícolas e biológicos, incluindo efeitos positivos e negativos. Entretanto, diversas dúvidas são evidenciadas em novos pesquisadores da área, como o surgimento e evolução dessa ciência. Dessa forma, reunimos de forma didática algumas informações importantes acerca da alelopatia, as quais estão distribuídas em (1) Alelopatia: Histórico e Definições, (2) Modo de Ação dos Aleloquímicos e (3) Natureza Química dos Aleloquímicos, a fim de nortear os novos pesquisadores e possibilitar a utilização destas informações em sala de aula como recurso teórico.

**Palavras-chave:** Metabolismo secundário; Fitotoxicidade; Aleloquímicos; Mecanismos de ação.

## Abstract

Allelopathy is defined by the International Society of Allelopathy as the science that studies any process involving essentially the secondary metabolites produced by plants, algae, bacteria and fungi which influence the growth and development of agricultural and biological systems, including positive and negative effects. However, several doubts are evident in new researchers of the area, such as the emergence and evolution of this science. In this way, we didactically gather some important information about allelopathy, which are distributed in (1) Allelopathy: History and Definitions, (2) Mode of Action of Allelochemicals and (3) Chemical Nature of Allelochemicals, in order to guide the new researchers and enable the use of this information in the classroom as a theoretical resource.

**Keywords:** Secondary metabolism; Phytotoxicity; Allelochemicals; Mechanisms of action.

## Resumen

La alelopatía es definida por la Sociedad Internacional de Alelopatía como la ciencia que estudia cualquier proceso que involucra esencialmente a los metabolitos secundarios producidos por plantas, algas, bacterias y hongos que influyen en el crecimiento y desarrollo de los sistemas agrícolas y biológicos, incluidos los efectos positivos y negativos. Sin

embargo, varias dudas son evidentes en los nuevos investigadores del area, como el surgimiento y evolución de esta ciencia. De esta manera, recopilamos didácticamente información importante sobre la alelopatía, que se distribuye en (1) Alelopatía: Historia y definiciones, (2) Modo de acción de los aleloquímicos y (3) Naturaleza química de los aleloquímicos, con el fin de orientar la nueva investigadores y permitir el uso de esta información en el aula como recurso teórico.

**Palabras clave:** Metabolismo secundario; Fitotoxicidad; Aleloquímicos; Mecanismos de acción.

## 1. Introdução

Alelopatia foi o termo que Molisch, em 1937, utilizou para descrever a influência de um organismo vegetal sobre o crescimento e desenvolvimento de outro. Essa influência pode ser positiva ou mesmo negativa para o outro organismo, sendo ocasionada por compostos chamados de aleloquímicos, que podem ser liberados pelos vegetais por meio de exsudação radicular, volatilização de compostos gasosos, lixiviação de compostos polares das superfícies dos órgãos e principalmente por meio da decomposição de restos do vegetal (Lovett, 2007; Duke, 2010).

Meio século depois, o renomado pesquisador Elroy Rice definiu então a alelopatia como: “qualquer efeito direto ou indireto danoso ou benéfico que uma planta (incluindo microrganismos) exerce sobre outra pela produção de compostos químicos liberados no ambiente”. Esses compostos pertencem a diferentes categorias, tais como fenóis, terpenos, alcaloides, poliacetilenos, ácidos graxos e peptídeos provenientes de diferentes órgãos, incluindo folhas, flores, frutos e gemas de muitas espécies vegetais (Rice, 1984 apud Sartor et al, 2009).

A alelopatia tem se tornado um campo da ciência bastante estudado por diferentes pesquisadores na área da fisiologia vegetal, uma vez que os aleloquímicos podem servir como alternativas viáveis à substituição do uso de herbicidas, inseticidas e nematicidas (defensivos agrícolas), além de elucidarem quais os mecanismos que algumas espécies vegetais utilizam para colonizar um ambiente (Willis, 2007). Assim, a manipulação de fatores relacionados com a alelopatia pode ser explorada para a melhoria e o aumento da produção de alimentos (Sartor et al, 2009).

Entretanto, diversas dúvidas são evidenciadas em novos pesquisadores da área, como o surgimento e evolução dessa ciência. Dessa forma, reunimos de forma didática algumas

informações importantes acerca da alelopatia, as quais estão distribuídas em (1) Alelopatia: Histórico e Definições, (2) Modo de Ação dos Aleloquímicos e (3) Natureza Química dos Aleloquímicos, a fim de nortear os novos pesquisadores e possibilitar a utilização destas informações em sala de aula como recurso teórico.

## 2. Metodologia

A palavra-chave "alelopatia" foi associada à "allelopathy" a fim de buscar artigos, capítulos e livros que tratassem de alelopatia. Foram utilizadas as plataformas Google Scholar™, Medline®, ResearchGate, Scopus® e Web of Science™ para busca dos trabalhos acadêmicos. Os nomes das espécies citadas abaixo, foram verificados e confirmados no The Plant List e Flora do Brasil (2020). Quando apropriado, os nomes das espécies, sinônimos e autores foram corrigidos de acordo com as descrições atuais. Foram selecionados apenas trabalhos que abordassem conteúdo teórico acerca da ciência, sendo excluídos trabalhos experimentais. Os achados foram categorizados em (1) Alelopatia: Histórico e Definições, (2) Modo de Ação dos Aleloquímicos e (3) Natureza Química dos Aleloquímicos.

## 3. Resultados e Discussão

### 3.1 Alelopatia: Histórico e Definições

Os primeiros registros de que plantas interferem no desenvolvimento de outras são datados de 300 a.C e foram relatados por Theophrastus de Eresus. A espécie *Cicer arietinum* L. (grão-de-bico), por exemplo, além de exaurir o solo, destrói ervas daninhas, tais como *Tribulus terrestris* L. Anos mais tarde, em 1 a.C., Plínio chegou a relatar que *Juglans regia* L. causava danos aos vegetais plantados próximos aos seus espécimes, assim como o pinheiro era capaz de matar a grama. Centenas de anos mais tarde, na metade do século XIX, o botânico De Candolle afirmou que as monoculturas, durante anos seguidos, traziam prejuízos ao seu próprio desenvolvimento devido ao acúmulo de produtos químicos exsudados pelos vegetais (Rice, 2012; Willis, 2007).

Ao longo da história da humanidade, foram relatadas várias observações da interferência de vegetais no desenvolvimento de outros. Entretanto, apenas no início do século XX isso foi demonstrado cientificamente (Schreiner & Sullivan, 1909). Por mais que esse fenômeno tenha sido bastante relatado, foi apenas em 1937 que Hans Molisch criou o termo

“alelopatia” com a junção de duas palavras gregas, *allelon* (mútuo) e *pathos* (prejuízo), definido como a capacidade de plantas ou microrganismos de produzirem substâncias químicas (aleloquímicos) que, quando liberadas no ambiente, influenciam de forma positiva ou negativa o desenvolvimento de outras (Lovett, 2007; Duke, 2010).

Apesar de Molisch ter incluído os microrganismos como agentes capazes de induzir ação alelopática, alguns autores excluíaam estes seres da definição, enquanto outros consideravam a alelopatia apenas como efeito inibitório (Willis, 2007). Dessa forma, em 1996 a Sociedade Internacional de Alelopatia (IAS) ampliou a definição aos processos que envolvem a liberação de metabólitos primários e secundários por plantas, líquens, microrganismos, vírus e fungos que influenciam a germinação, crescimento e desenvolvimento de sistemas biológicos (Silva et al., 2017).

Ainda há algumas discordâncias no meio científico entre a alelopatia e a competição. Esta está relacionada ao uso compartilhado de algum fator necessário para limitar o crescimento, enquanto que a alelopatia envolve a liberação de produtos químicos no ambiente (Zhang et al., 2015). Contudo, no meio ambiente, essas ações não são facilmente distinguíveis, pois há uma complexidade biológica de processos que ocorrem simultânea ou sequencialmente (Ferreira & Aquila, 2000).

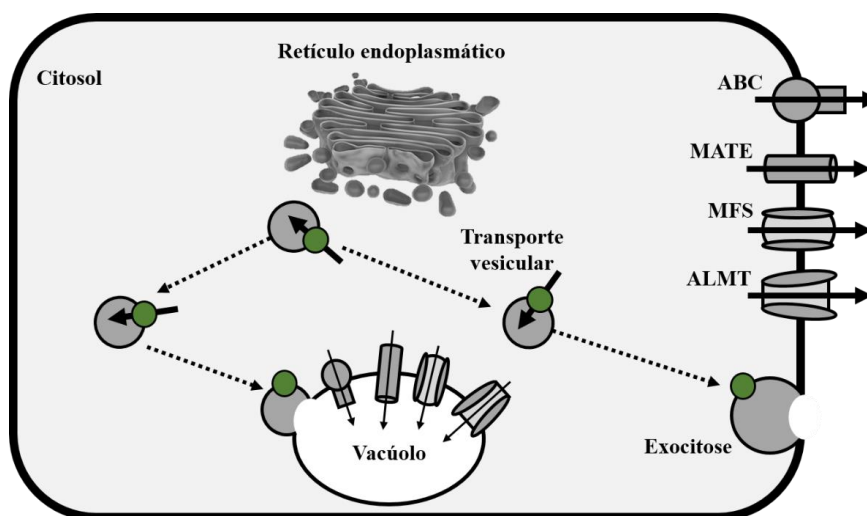
Um destes processos envolve a síntese de aleloquímicos, produtos do metabolismo secundário que interferem positiva ou negativamente na germinação e crescimento de outros organismos vegetais (Rice, 2012). Esses produtos podem ser encontrados em diversas partes da planta, variando na sua ação alelopática a depender do órgão que os liberam (Sodaeizadeha et al., 2010), causando heterotoxicidade, quando os indivíduos de uma espécie ocasionam efeito alelopático interespecífico, ou autotoxicidade quando o efeito é intraespecífico (Rice, 2012).

Em campo, a liberação dessas substâncias ocorre por meio da lixiviação, volatilização, exsudação radicular e decomposição dos tecidos vegetais (Latif et al., 2017; Rice, 2012). Na lixiviação, os processos de liberação de aleloquímicos são conhecidos desde o início do século XVIII, pois alguns documentos japoneses antigos, com cerca de 300 anos, relataram que o orvalho das folhas de *Pinus densiflora* Siebold & Zucc. eram prejudiciais à lavoura (Rice, 2012). A lixiviação ocorre no momento da chuva, em que os compostos químicos como ácidos orgânicos, os açúcares, os aminoácidos, as substâncias pécticas, o ácido giberélico, os terpenos, alcaloides e compostos fenólicos, são arrastados das partes aéreas do vegetal e depositados no solo (Latif et al., 2017; Li et al., 2010; Nakano et al., 2003).

No processo de volatilização, os aleloquímicos são liberados no ambiente quando submetidos a temperaturas mais elevadas como aquelas de ambientes áridos e semiáridos (Al Harun et al., 2015; Rice, 2012). Esses compostos voláteis são principalmente terpenos, os quais afetam tanto a germinação, quanto o crescimento de espécies circunvizinhas. Por mais que as técnicas de identificação tenham evoluído, os aleloquímicos voláteis liberados no ambiente ainda são de difícil detecção, identificação e quantificação (Oliveira Jr et al., 2011).

Concernente à decomposição de resíduos vegetais, ocorre por meio da lixiviação de substâncias presentes nos resíduos, bem como por meio do rompimento das paredes celulares mortas e, conseqüentemente, extravasamento do conteúdo. Na exsudação, a raiz libera produtos químicos na rizosfera de modo que o desenvolvimento da vegetação circunvizinha poderá ser afetado. O efeito alelopático pode ser devido às substâncias lançadas ao meio, ou devido a microrganismos associados às raízes (Gfeller et al., 2018; Huang et al., 2013; Latif et al., 2017; Rice, 2012). A liberação de aleloquímicos pelas raízes para a rizosfera pode ocorrer por meio de exocitose ou através de proteínas de transporte ligadas à membrana (Figura 1) (Weston et al. 2012). Na figura é possível observar que vesículas que se despreendem do retículo endoplasmático podem ser carregadas com metabólitos especializados, e estes são direcionados para o tonoplasto (membrana do vacúolo) ou para a membrana plasmática, onde se fundem com essas membranas e liberam seu conteúdo no vacúolo ou no espaço extracelular (exocitose). As setas mostram a direção do movimento do substrato.

**Figura 1.** Diagrama de uma célula radicular mostrando algumas das proteínas envolvidas no transporte de compostos orgânicos para a rizosfera.



Fonte: Adaptado de Weston et al. (2012).

### 3.2 Modo de Ação dos Aleloquímicos

Para ocasionar efeito alelopático, os aleloquímicos apresentam diversos mecanismos de ação que podem afetar positiva ou negativamente outros organismos. Dentre esses mecanismos destacam-se as alterações na divisão, alongamento e estrutura das células, mudanças na permeabilidade da membrana, inibição na produção de hormônios de crescimento e na absorção de água e nutrientes, bloqueio na respiração e fotossíntese, indução ao estresse oxidativo e inibição da síntese de proteínas e ácidos nucleicos (Rice, 2012; Yan et al., 2015).

Quanto aos efeitos nas divisões celulares, os aleloquímicos atuam destruindo os fusos mitóticos das células em divisões, de forma que interrompem a anáfase, resultando no acúmulo de metáfases. Com a inibição das divisões celulares, há a formação de núcleos tetraploides ou células binucleadas (Rice, 2012). Outros agentes alelopáticos podem atuar impedindo que as células iniciem a mitose, enquanto outros atrasam a velocidade da divisão mitótica (Cheng et al., 2016). Teerarak et al. (2010) demonstraram que extratos de *Jasminum officinale* L. f. var. *grandiflorum* (L.) Kob. em altas concentrações são capazes de interromper as divisões celulares das radículas de *Allium cepa* L. Similarmente, Charoenying et al. (2010), ao analisarem o efeito alelopático de xanthoxylina, um composto fenólico isolado dos frutos de *Zanthoxylum limonella* Alston, constataram aumento na porcentagem de células no estágio de prófase e diminuição na porcentagem de células nos estágios de metáfase e anáfase-telófase.

Vários metabólitos secundários, incluindo os aleloquímicos, são capazes de alterar a permeabilidade celular e a função da membrana com a exposição em determinadas concentrações. Com essa exposição, pode haver um extravasamento do conteúdo celular por conta da peroxidação lipídica, levando à morte celular por apoptose e necrose (Li et al., 2010). De acordo com Li et al. (2010), os compostos fenólicos são capazes de atravessar as membranas celulares, seja por difusão simples ou difusão facilitada, de forma que, uma vez alterado a permeabilidade, os canais de potássio são impactados e alterados, levando a uma diminuição da permeabilidade de íons de cloreto. Esse processo eventualmente leva à morte do tecido e perda de função específica. Além dos compostos fenólicos, os terpenos voláteis também conseguem alterar a permeabilidade da membrana, como o caso dos terpenos voláteis de *Eucalyptus citriodora* Hook. (Benchaa et al., 2018) e espécies do gênero *Satureja* (Taban et al., 2013).



Evidências científicas apontam que certos compostos secundários apresentam a capacidade de unirem-se aos hormônios de crescimento de forma a inibi-los. Uma variedade de compostos fenólicos tem ação alelopática negativa no crescimento vegetal por ligarem-se ao ácido giberélico (GA), inibindo sua ação na planta, enquanto outros ligam-se ao ácido abscísico (ABA) estimulando o crescimento (Oliveira Júnior et al., 2011). Além disso, os polifenóis tais como o ácido clorogênico e ácido isoclorogênico, assim como a cumarina escopoletina, são capazes de neutralizar a oxidação do ácido indolacético (AIA) (Rice, 2012).

Os aleloquímicos também afetam a respiração vegetal através da transferência de elétrons na mitocôndria, absorção de oxigênio, geração de CO<sub>2</sub> e fosforilação oxidativa para geração de ATP (Latif et al., 2017). Dentre alguns dos mecanismos utilizados por tais substâncias está a oxidação da coenzima nicotinamida adenina dinucleotídeo (NADH) e a inibição de algumas enzimas do ciclo do ácido cítrico (ciclo de Krebs), a exemplo da desidrogenase de succinato e a enzima málica (Mushtaq et al., 2013).

O efeito aleloquímico sobre a fotossíntese ocorre por meio da inibição do fotossistema II (PSII) e/ou diminuição do conteúdo de clorofila (Huang et al., 2013; Tigre et al., 2012). No primeiro caso, os aleloquímicos são conhecidos como inibidores da síntese de Hill, que competem pelo sítio de ligação da molécula de plastoquinona (PQ) na proteína D1 do PSII. No segundo caso, os aleloquímicos reduzem o conteúdo de clorofila por meio da degradação ou inibição da síntese de Mg-porfirina, levando a uma queda na absorção e transferência de energia de modo a diminuir o peso seco da planta (Rice, 2012; Sodaeizadeha et al., 2010). Huang et al. (2013), avaliando o teor de clorofila das folhas de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. submetidas ao efeito alelopático de *Cinnamomum septentrionale* Hand. Mazz, constataram que os produtos liberados durante a decomposição são capazes de afetar o conteúdo de clorofila das folhas.

Em outro nível, os compostos fitotóxicos podem atuar nos vegetais aumentando a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), radicais livres que ocorrem naturalmente em algumas organelas, tais como cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos, bem como em enzimas que catalisam reações de oxirredução, a exemplo da NADPH, em consequência dos processos respiratórios e fotossintéticos (Coelho et al., 2017). Contudo, no momento em que os aleloquímicos indutores de estresse oxidativo estão atuando, a alta produção das EROs pode ocasionar o seu acúmulo de forma a exercer ações danosas sobre as células, incluindo a peroxidação de lipídios de membrana, dano oxidativo às proteínas e ao DNA, assim como a abertura do poro de permeabilidade mitocondrial, causando, conseqüentemente, a disfunção celular e, finalmente, a morte celular, ou o aparecimento de lesões necróticas (Zorov et al.,

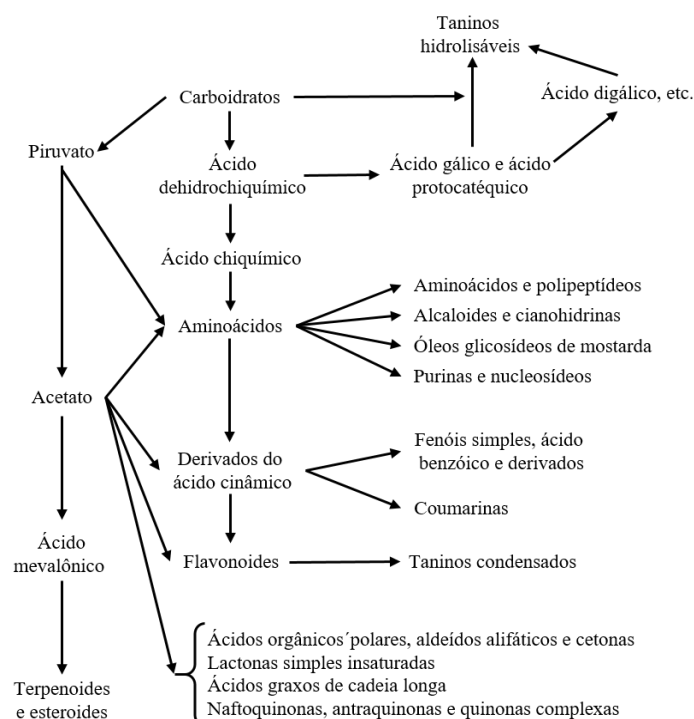
2006). E por fim, os metabólitos secundários são capazes de ocasionar alelopatia interferindo na síntese de proteínas e ácidos nucleicos. Neste caso os mecanismos incluem a intercalação de DNA, a inibição de DNA polimerase I e biossíntese de proteínas, de forma a reduzir o crescimento dos indivíduos (Latif et al., 2017).

### 3.3 Natureza Química dos Aleloquímicos

Os aleloquímicos são produtos celulares e provavelmente sintetizados a partir da rota do acetato – mevalonato ou do ácido chiquímico, ou até mesmo uma combinação dessas rotas biossintéticas (Rice, 2012) (Figura 2). De acordo com as diferentes estruturas químicas e propriedades dos compostos alelopáticos, eles podem ser classificados em ácidos orgânicos solúveis em água, álcoois de cadeia linear, aldeídos alifáticos e cetonas, lactonas simples insaturadas, ácidos graxos de cadeia longa e poliacetilenos, quinonas (benzoquinona, antraquinona e quinonas complexas), compostos fenólicos e seus derivados, e terpenoides.

Apesar de muitos compostos apresentarem efeito alelopático, os três grandes grupos que apresentam aleloquímicos são os terpenoides, compostos fenólicos e alcaloides (Buchanan et al., 2015).

**Figura 2.** Prováveis principais vias biossintéticas que levam à produção das várias categorias de agentes alelopáticos.

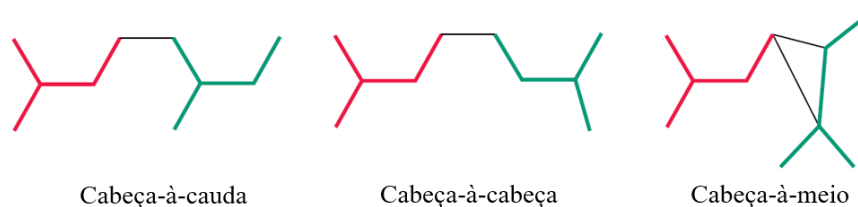


Fonte: Rice, (2012).

### 3.3.1 Terpenoides

Os terpenos ou terpenoides constituem a maior classe de metabólitos secundários compreendendo mais de 24 mil compostos. Eles são formados pela fusão de unidades isoprênicas de cinco carbonos ( $C_5$ ) e são classificados de acordo com o número de unidades  $C_5$  que apresentam (Buchanan et al., 2015). Biossinteticamente, as unidades de isopreno podem ser unidas de maneira “cabeça-à-cauda”, “cabeça-à-cabeça” e “cabeça-à-meio” (Figura 3). Baseados nesta classificação, os terpenos podem ser enquadrados como hemiterpenos (uma unidade de isopreno), monoterpênos (duas unidades), sesquiterpenos (três unidades), diterpeno (quatro unidades), triterpenos (seis unidades), tetraterpenos (oito unidades) e politerpenos (com mais de oito unidades de  $C_5$ ) (Gomez-Serranillos, 2012; Gonzalez-Burgos, 2012). Por exemplo, o esqualeno triterpeno é formado pela fusão cabeça-a-cabeça de duas moléculas de farnesil difosfato (FPP), que é o produto da fusão cabeça-cauda do isopentenil difosfato (IPP) e geranyl difosfato (GPP). O monoterpêno piretrina I resulta de uma fusão cabeça-médio de duas unidades  $C_5$ .

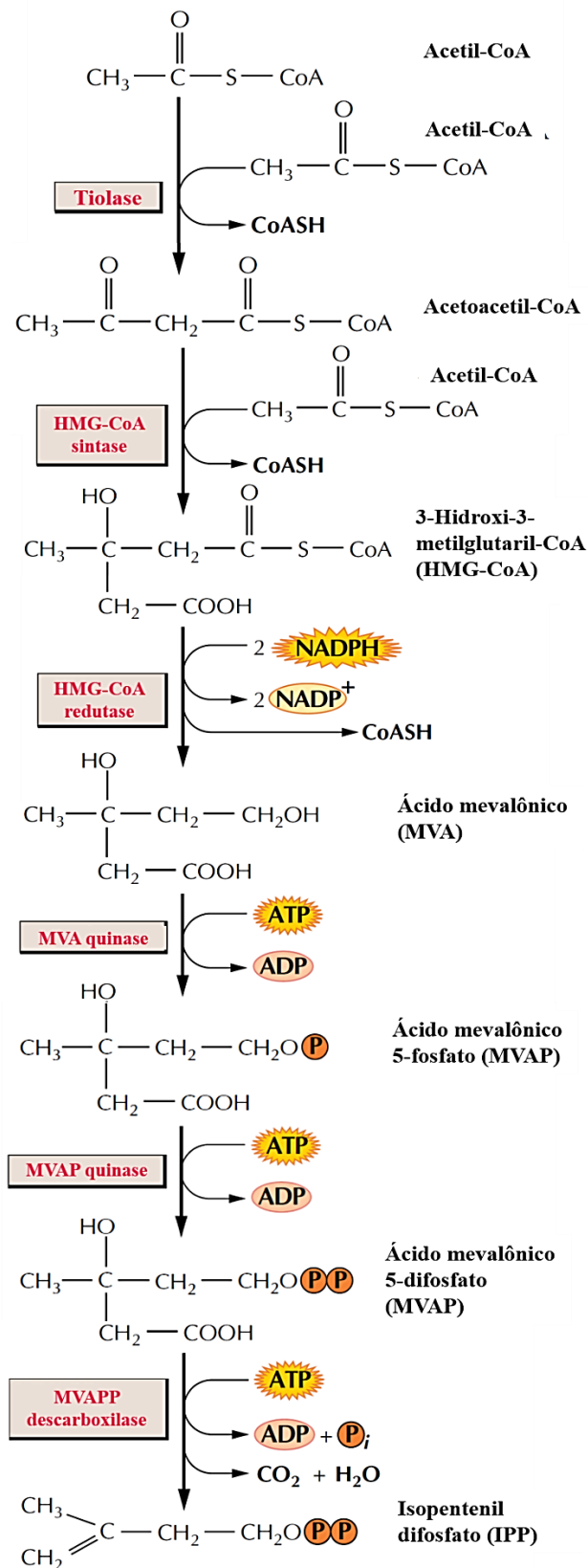
**Figure 3.** Formas de união do isopreno ( $C_5$ ).



Fonte: Croteau et al. (2000).

Quanto às rotas metabólicas, os terpenoides são sintetizados por duas vias metabólicas, sendo elas a rota do ácido mevalônico e a rota do metileritritol fosfato (MEP) (Taiz & Zeiger, 2017). Na primeira, inicialmente três moléculas de acetil-CoA são catalisadas pelas enzimas tiolase e hidroximetilglutaril-CoA sintase formando o 3-hidroxi-3-metilglutaril-CoA (HMG-CoA). Essa, posteriormente, é reduzida por HMG-CoA redutase em duas reações, formando o ácido mevalônico. Subsequentemente, há duas fosforilações dependentes de ATP do ácido mevalônico e uma descarboxilação subsequente de fosforilação/eliminação, formando o IPP (Figura 4) (Buchanan et al., 2015; Kang et al., 2016).

**Figura 4.** A via do acetato/mevalonato para a formação de IPP, a unidade básica de cinco carbonos da biossíntese de terpenoides.



Fonte: Croteau et al. (2000).

Quanto à rota denominada de metileritritol fosfato (MEP), o IPP é formado nos cloroplastos e em outros plastídios a partir do piruvato e do gliceraldeído 3-fosfato. Vale ressaltar que a sua elucidação foi descoberta há pouco tempo. Primeiramente, nessa rota com o auxílio de uma enzima denominada 1-desoxi-D-xilulose 5-fosfato sintase (DXS), ocorre a condensação de piruvato e de gliceraldeído 3-fosfato para formar um intermediário 1-desoxi-D-xilulose-5-fosfato. Esse, por sua vez, é rearranjado pela 1-desoxi-D-xilulose 5-fosfato reductoisomerase (DXR) e reduzido para formar 2C-metil-d-eritritol 4-fosfato (MEP). Em seguida, trifosfato de citidina (um nucleotídeo-5'-trifosfato) é transferido, seguido por um grupo fosfato adicional de ATP para formar 4- (Citidina 5'-difosfato)-2C-metil-D-eritritol. Com o auxílio da enzima MEP-2,4-ciclodifosfato sintase, ocorre a ligação do grupo fosfato adicional a uma porção fosfato do nucleotídeo. Com isso, há a formação de um difosfato cíclico e a perda de citidina monofosfato, formando então 2C-metil-D-eritritol 2,4-ciclodifosfato (MEcPP). Posteriormente, nos dois últimos passos, com reações de redução e eliminação catalisadas pelas redutases de ferro-enxofre, é formado o isopentenil difosfato e o seu isômero alílico, difosfato de dimetilalilo (Buchanan et al., 2015; Taiz & Zeiger, 2017).

Após a formação desse IPP, a formação dos terpenoides segue mais três etapas básicas, sendo elas: adições repetitivas de IPP que irão formar uma série de homólogos de prenil-difosfato; em seguida, a elaboração desses por sintases de terpenoides específicas para produzir esqueletos de terpenoides; e modificações enzimáticas secundárias aos esqueletos básicos, incluindo oxidação, redução, isomerização, conjugação e outras transformações, para dar origem aos compostos terpênicos (Buchanan et al., 2015; Kabera et al., 2014).

Os terpenoides, dentre os quais existem compostos voláteis, são substâncias com diversas atividades biológicas em plantas, atuando como moléculas de sinalização, agentes fotoprotetores, hormônios reprodutivos, e como aleloquímicos, auxiliando no estabelecimento do vegetal no ambiente (Latif et al., 2017; Rice, 2012).

Dentre os terpenos que mais apresentam ação alelopática, estão os monoterpenos (C<sub>10</sub>), os principais constituintes dos óleos essenciais. Pinheiro et al. (2015), demonstraram que dois monoterpenos, o carvacrol (C<sub>10</sub>H<sub>14</sub>O) e o timol (C<sub>10</sub>H<sub>14</sub>O) presentes no óleo essencial de *Plectranthus amboinicus* (Lour.) Spreng. (Lamiaceae), são capazes de afetar a germinação de *Lactuca sativa* L. (Asteraceae) e *Sorghum bicolor* (L.) Moench (Poaceae). Além disso, afetam o crescimento e causam alterações no ciclo celular das células meristemáticas, bem como são capazes de provocar alterações cromossômicas. Além destes, outros monoterpenos, como o β-Pineno presente nas folhas de *Eucalyptus*, *Pinus* e *Quercus*, são conhecidos por apresentarem ação alelopática, levando a alterações nos processos

bioquímicos das plantas-alvo, aumento na atividade de peroxidases e polifenoxidases e diminuição no crescimento (Areco et al., 2014; Chowhan et al., 2011).

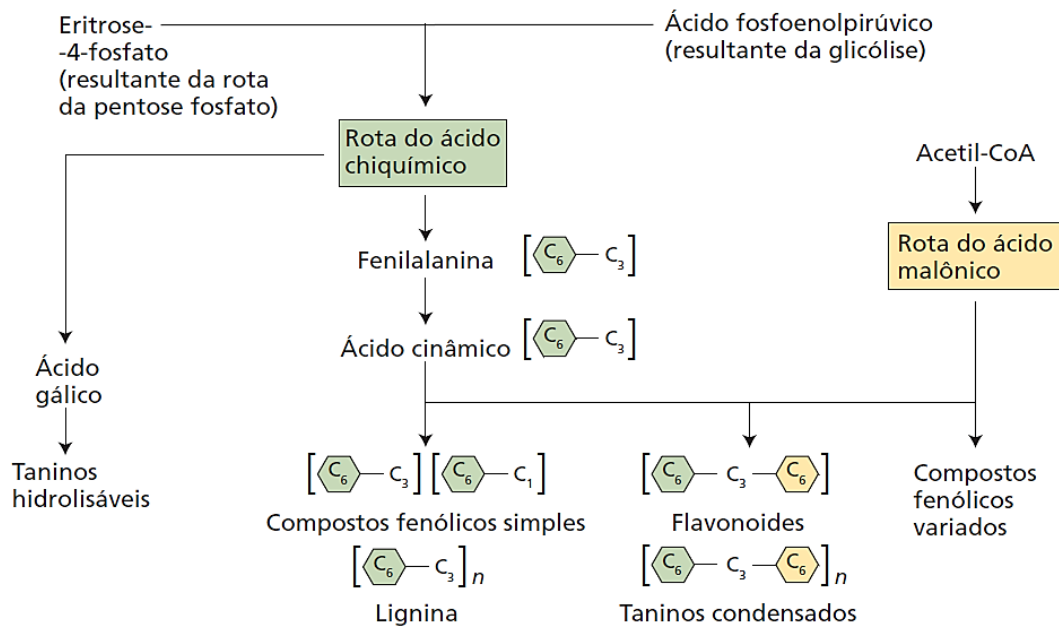
Apesar de alguns terpenos apresentarem similares estruturais, o modo de ação alelopática diferencia quantitativa ou qualitativamente. Neste contexto, Areco et al., (2014) mostraram que isômeros de pineno ((+)- $\alpha$ -pineno, (-)- $\alpha$ -pineno, (+)- $\beta$ -pineno, (-)- $\beta$ -pineno), diferiam quantitativamente na ação alelopática em sementes de *Zea mays* L. (Poaceae). Contrariamente, Duke et al. (2004), avaliando a ação alelopática de 1,8-cineole e 1,4-cineole, demonstraram que esses aleloquímicos, apesar da semelhança, apresentavam modo de ação diferentes, pois o primeiro afetou todos os estágios da mitose e o segundo composto causou anormalidades de crescimento na parte aérea.

### 3.3.2 Compostos fenólicos

Os compostos fenólicos são uma classe de metabólitos secundários que apresentam um grupo fenol, ou seja, uma hidroxila (-OH) ligada diretamente a um grupo hidrocarboneto aromático, sendo a classe mais importante e comum no ecossistema (Li et al., 2010). Além disso, os compostos fenólicos constituem um grupo quimicamente heterogêneo, com aproximadamente 10 mil compostos, sendo alguns deles solúveis em solventes orgânicos, enquanto outros denominados glicosídeos são solúveis em água ou grandes polímeros insolúveis. Devido a essa heterogeneidade química, esse grupo exerce diversas atividades para os vegetais, a exemplo da defesa contra herbívoros e patógenos, proteção contra a radiação ultravioleta, suporte mecânico e redução no crescimento de plantas circunvizinhas (alelopatia) (Buchanan et al., 2015; Taiz & Zeiger, 2017). Farmacologicamente, possuem diversas atividades biológicas como antioxidantes, anti-inflamatórios, antivirais, antitumorais, entre várias outras (Cianciosi et al., 2018; Lin et al., 2018).

A síntese desses compostos é complexa e pode ocorrer por duas rotas biossintéticas: pela rota do ácido chiquímico e a rota do ácido malônico (Figura 5). A primeira rota está presente em plantas, fungos e bactérias; nela há a conversão de carboidratos oriundos da glicólise e da rota da pentose fosfato em três aminoácidos aromáticos, sendo eles a fenilalanina, tirosina e triptofano. A rota recebe este nome por um dos seus intermediários ser o ácido chiquímico (Li et al., 2010; Taiz; Zeiger, 2017).

**Figura 5.** Rotas metabólicas básicas envolvidas na síntese dos compostos fenólicos.

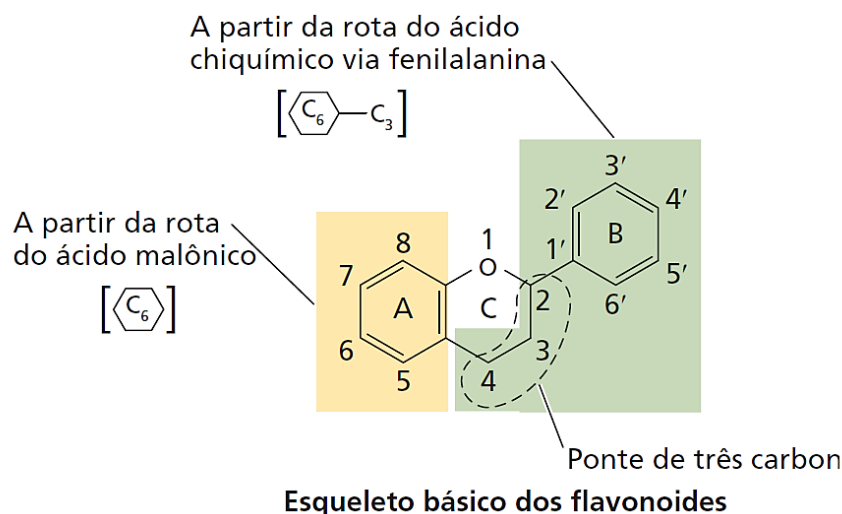


Fonte: Taiz & Zeiger, (2017).

Geralmente, os compostos da classe heterogênea em estudo são classificados de acordo com seu esqueleto básico em flavonoides (flavonóis, flavonas, flavanonas, antocianidinas, chalconas e isoflavonas) e não flavonoides. Os primeiros são compostos químicos naturais de baixo peso molecular e são principalmente solúveis em água de forma que os compostos presentes no solo são absorvidos pelas raízes (Rice, 2012). Sua estrutura química é formada por dois anéis benzeno, alternados por uma cadeia linear de três carbonos (C<sub>6</sub>-C<sub>3</sub>-C<sub>6</sub>). Essa estrutura frequentemente se rearranja para formar três anéis com 15 átomos de carbono, chamados A, C e B, sendo que os flavonoides são classificados de acordo com o grau de oxidação do anel C. Esta estrutura é resultante das duas rotas biossintéticas citadas acima (Figura 6).

Os compostos fenólicos estão estreitamente relacionados ao fenômeno da alelopatia, pois é comum a presença desses compostos em produtos de decomposição de vegetais, além de serem precursores de substâncias húmicas. No solo, os produtos podem ocorrer em três formas: formas livres, reversíveis e ligadas (Li et al., 2010). Na forma livre, os compostos fenólicos podem se acumular em solos de rizosfera, principalmente em solos inundados de águas residuais, enquanto que outros compostos são adsorvidos por minerais de argila formando complexos de quelatos com metais (Reigosa et al., 2006).

**Figura 6.** Esqueleto básico dos flavonoides. As posições dos átomos de carbono no sistema de anéis do flavonoide recebem numeração conforme indicado.



Fonte: Taiz & Zeiger, (2017).

Os aleloquímicos presentes na classe dos fenólicos causam alelopatia por meio da citotoxicidade generalizada, ocasionando danos fisiológicos às plantas-alvo. Como mostrado na Tabela 1, estes danos incluem a redução no crescimento total das plantas, na absorção de íons, de água e de nutrientes minerais, assim como no potencial hídrico da folha e na fotossíntese, entre outros (Rice, 2012). Dessa forma, os compostos fenólicos estão intimamente relacionados com a ação alelopáticas dos vegetais.

**Tabela 1.** Lista de alguns compostos fenólicos e seus respectivos mecanismos de ação.

Composto fenólico	Mecanismo	Espécie receptora	Referência
Ácido ferúlico	Inibição do crescimento de plântulas	<i>Andrographis paniculata</i> (Burm. F.) nees	Zheng & Li, (2018)
	Inibição do crescimento de plântulas, indução a estresse hídrico, inibição do fotossistema II (PSII)	<i>Lolium perenne</i> L.	Hussain & Reigosa, (2017)
	Inibição da germinação de sementes	<i>Isotoma axillaris</i> Lindl.	Al Harun et al., (2015)
	Inibição do crescimento de plântulas, inibição enzimática	<i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	LI et al., (2015)
	Inibição da germinação de sementes, inibição do crescimento de plântulas, inibição enzimática	<i>Cucumis melo</i> L.	Zhang et al., (2013)
	Redução na lignificação	<i>Glycine max</i> L. Merr.	Suzuki et al., (2008)
Redução no conteúdo de clorofila	<i>Oryza sativa</i> L.	Yang et al., (2002)	
Inibição da germinação	<i>Isotoma axillaris</i> Lindl.	Al Harun et al.,	



	Inibição do crescimento de plântulas, inibição enzimática	<i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	(2015) Li et al., (2015)
Ácido <i>p</i> -coumárico	Inibição do crescimento de plântulas	<i>Asparagus officinalis</i> L.	Kato-Noguchi et al., (2017)
	Inibição do crescimento de plântulas, redução da biomassa	<i>Panax quinquefolium</i> L.	Jiao et al., (2015)
	Inibição enzimática	<i>Cucumis melo</i> L.	Politycka & Gmerek, (2008)
	Redução no conteúdo de clorofila	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P.Beauv.	Stupnicka-Rodzinkiewicz et al., (2006)
	Indução a estresse oxidativo	<i>Cucumis sativus</i> L.	Politycka & Bednarski, (2004)
Ácido <i>o</i> -hidroxifenilacético	Redução no conteúdo de clorofila	<i>Oryza sativa</i> L.	Yang et al., (2002)
Ácido <i>p</i> -hidroxibenzoico	Inibição do crescimento de plântulas, inibição enzimática	<i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Li et al., (2015)
	Inibição da germinação de sementes, inibição do crescimento de plântulas, inibição enzimática	<i>Cucumis melo</i> L.	Zhang et al., (2013)
	Inibição do crescimento de plântulas, indução ao estresse hídrico, fechamento estomático	<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	Barkosky & Einhellig, (2003)
Ácido cafeico	Inibição da germinação de sementes, inibição do crescimento de plântulas, redução no conteúdo de clorofila	<i>Euphorbia esula</i> L.	Barkosky & Einhellig, (2003)
Ácido salicílico	Inibição da germinação de sementes, inibição do crescimento de plântulas, inibição enzimática	<i>Cucumis melo</i> L.	Zhang et al., (2013)
Ácido benzoico	Inibição do crescimento de plântulas;	<i>Andrographis paniculata</i> (Burm. F.) nees	Zheng; LI, (2018)
	Ruptura da membrana, alteração da permeabilidade da membrana, efluxo de íons, redução do conteúdo de clorofila por dano da membrana tilacoide	<i>Lactuca sativa</i> L.	Baziramakenga et al., (1997)
Ácido cinâmico	Inibição do crescimento de plântulas;	<i>Andrographis paniculata</i> (Burm. F.) nees	Zheng & LI, (2018)
	Inibição do crescimento de plântulas, inibição enzimática	<i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Li et al., (2015)
	Inibição da germinação de sementes, inibição do crescimento de plântulas, inibição enzimática	<i>Cucumis melo</i> L.	Zhang et al., (2013)
Ácido vanílico	Inibição da fotossíntese, Inibição da síntese de proteínas	<i>Abutilon theophrasti</i> Medik.	Mersie & Singh, (1993)
Catequina	Inibição da germinação	<i>Isotoma axillaris</i> Lindl.	Al Harun et al., (2015)

Fonte: Autores.

### **3.3.3 Alcaloides**

Os alcaloides são um grupo quimicamente diversificado que possuem nitrogênio em um ou mais anéis heterocíclicos de carbono, sendo amplamente distribuídos nas plantas vasculares (Debnath et al., 2018). Quanto à sua origem, este grupo é formado a partir de um ou poucos aminoácidos comuns, principalmente a lisina, tirosina ou triptofano, sendo que em alguns compostos, os seus esqueletos de carbono são derivados da rota dos terpenos (Buchanan et al., 2015).

Comumente, os compostos que apresentam nitrogênio em sua estrutura, tais como os alcaloides, são empregados na farmácia para preparação de alimento e até mesmo na fabricação de veneno. Entretanto, esse grupo apresenta papéis de mensageiros químicos nos vegetais. Dentre esses papéis, destacam-se a defesa contra insetos, microrganismos e mamíferos, e ação alelopática, está sendo pouco investigada (Rice, 2012; Taiz & Zeiger, 2017).

Os estudos alelopáticos com essa classe são poucos quando comparados com os demais grupos. Entretanto, esses compostos são importantes inibidores da germinação de sementes, visto que sementes e frutos conhecidos por seu alto teor de alcaloides são fortes inibidores da germinação. Dentre os compostos estão: cocaína, fisostigmina, cafeína, quinina, estricnina, berberina, codeína e cinchonina (Rice, 2012).

É por meio da lixiviação que os alcaloides são liberados no ambiente para exercer o seu efeito alelopático, tendo em vista que seus constituintes não são voláteis. Embora a concentração dos aleloquímicos nas partes aéreas das plantas não seja inicialmente suficiente para afetar outras plantas, estudos mostraram que as substâncias liberadas são depositadas e concentradas no solo ao longo do tempo, de forma que apresentam ação tóxica (Levitt & Lovett, 1985).

## **4. Considerações Finais**

Os organismos vegetais apresentam uma série de constituintes químicos com efeito inibitório ou estimulatório denominados de aleloquímicos. Tais compostos são oriundos do metabolismo secundário das plantas e estão relacionados à sobrevivência e estabelecimento da espécie. Devido tal importância, esse fenômeno ganhou um nome, “alelopatia”, um termo muito conhecido teoricamente, mas que na prática é pouco elucidado. Desse modo, novas revisões são necessárias para melhor entender quais os mecanismos de ação dos

aleloquímicos na natureza e para diferenciar o que é uma ação alelopática de uma ação fitotóxica.

## Referências

Al Harun, M. A. Y., Johnson, J., & Robinson, R. W. (2015). The contribution of volatilization and exudation to the allelopathic phytotoxicity of invasive *Chrysanthemoides monilifera* subsp. *monilifera* (boneseed). *Biological Invasions*, 17(12), 3609-3624.

Areco, V. A., Figueroa, S., Cosa, M. T., Dambolena, J. S., Zygadlo, J. A., & Zunino, M. P. (2014). Effect of pinene isomers on germination and growth of maize. *Biochemical Systematics and Ecology*, 55(s/n), 27-33.

Barkosky, R. R., & Einhellig, F. A. (2003). Allelopathic interference of plant-water relationships by para-hydroxybenzoic acid. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 44(s/n), 53-58.

Baziramakenga, R., Leroux, G. D., Simard, R. R., & Nadeau, P. (1997). Allelopathic effects of phenolic acids on nucleic acid and protein levels in soybean seedlings. *Canadian Journal of Botany*, 75(3), 445-450.

Benchaa, S., Hazzit, M., & Abdelkrim, H. (2018). Allelopathic effect of *Eucalyptus citriodora* essential oil and its potential use as bioherbicide. *Chemistry & biodiversity*, 15(8), e1800202.

Buchanan, B. B., et al. *Biochemistry and molecular biology of plants*. John Wiley & Sons. 2015.

Charoenying, P., Teerarak, M., & Laosinwattana, C. (2010). An allelopathic substance isolated from *Zanthoxylum limonella* Alston fruit. *Scientia horticulturae*, 125(3), 411-416.

Cheng, F., Cheng, Z., Meng, H., & Tang, X. (2016). The garlic allelochemical diallyl disulfide affects tomato root growth by influencing cell division, phytohormone balance and expansin gene expression. *Frontiers in plant science*, 7(s/n), 1199.

- Chowhan, N., Singh, H. P., Batish, D. R., & Kohli, R. K. (2011). Phytotoxic effects of  $\beta$ -pinene on early growth and associated biochemical changes in rice. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(6), 2369-2376.
- Cienciosi, D., Forbes-Hernández, T. Y., Afrin, S., Gasparrini, M., Reboredo-Rodriguez, P., Manna, P. P., & Quiles, J. L. (2018). Phenolic compounds in honey and their associated health benefits: A review. *Molecules*, 23(9), 2322-2335.
- Coelho, É. M. P., Barbosa, M. C., Mito, M. S., Mantovanelli, G. C., Oliveira, R. S., & Ishii-Iwamoto, E. L. (2017). The activity of the antioxidant defense system of the weed species *Senna obtusifolia* L. and its resistance to allelochemical stress. *Journal of chemical ecology*, 43(7), 725-738.
- Debnath, B., Singh, W. S., Das, M., Goswami, S., Singh, M. K., Maiti, D., & Manna, K. (2018). Role of plant alkaloids on human health: A review of biological activities. *Materials today chemistry*, 9(s/n), 56-72.
- Duke, S. O. (2010) Allelopathy: current status of research and future of the discipline: a commentary. *Allelopathy Journal*, 25(1), 17-30.
- Ferreira, A. G., & Aquila, M. E. A. (2000). Alelopatia: uma área emergente da ecofisiologia. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 12(1), 175-204.
- Gfeller, A., Glauser, G., Etter, C., Signarbieux, C., & Wirth, J. (2018). *Fagopyrum esculentum* alters its root exudation after *Amaranthus retroflexus* recognition and suppresses weed growth. *Frontiers in Plant Science*, 9(s/n), 50-62.
- Gonzalez-Burgos, E., & Gómez-Serranillos, M. P. (2012). Terpene compounds in nature: a review of their potential antioxidant activity. *Current medicinal chemistry*, 19(31), 5319-5341.
- Huang, W., Hu, T., Chen, H., Wang, Q., Hu, H., Tu, L., & Jing, L. (2013). Impact of decomposing *Cinnamomum septentrionale* leaf litter on the growth of *Eucalyptus grandis* saplings. *Plant physiology and biochemistry*, 70(s/n), 411-417.

- Hussain, M. I., & Reigosa, M. J. (2017). Evaluation of photosynthetic performance and carbon isotope discrimination in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) under allelochemicals stress. *Ecotoxicology*, 26(5), 613-624.
- Jiao, X. L., Bi, X. B., & Gao, W. W. (2015). Allelopathic effect of *p*-coumaric acid on American ginseng and its physiological mechanism. *Acta Ecol. Sinica*, 35(s/n), 3006-3013.
- Kabera, J. N., Semana, E., Mussa, A. R., & He, X. (2014). Plant secondary metabolites: biosynthesis, classification, function and pharmacological properties. *Journal of Pharmacy and Pharmacology*, 2(s/n), 377-392.
- Kang, A., George, K. W., Wang, G., Baidoo, E., Keasling, J. D., & Lee, T. S. (2016). Isopentenyl diphosphate (IPP)-bypass mevalonate pathways for isopentenol production. *Metabolic engineering*, 34(s/n), 25-35.
- Kato-Noguchi, H., Nakamura, K., Ohno, O., Suenaga, K., & Okuda, N. (2017). Asparagus decline: Autotoxicity and autotoxic compounds in asparagus rhizomes. *Journal of plant physiology*, 213(s/n), 23-29.
- Latif, S., G. (2017). Allelopathy and the role of allelochemicals in plant defence. *Advances in Botanical Research*. Academic Press, 82 (s/n), 19-54.
- Levitt, J., & Lovett, J. V. (1985). Alkaloids, antagonisms and allelopathy. *Biological Agriculture & Horticulture*, 2(4), 289-301.
- Li, H. Q., Zhang, L. L., Jiang, X. W., & Liu, Q. Z. (2015). Allelopathic effects of phenolic acids on the growth and physiological characteristics of strawberry plants. *Allelopathy Journal*, 35(1), 61-75.
- Li, Z. H., Wang, Q., Ruan, X., Pan, C. D., & Jiang, D. A. (2010). Phenolics and plant allelopathy. *Molecules*, 15(12), 8933-8952.

Lin, H. Y., Chang, T. C., & Chang, S. T. (2018). A review of antioxidant and pharmacological properties of phenolic compounds in *Acacia confusa*. *Journal of traditional and complementary medicine*, 8(4), 443-450.

Lovett, J. (2007). Hans Molisch'Legacy. *Allelopathy Journal*, 19(1), 49-55.

Mersie, W., & Singh, M. (1993). Phenolic acids affect photosynthesis and protein synthesis by isolated leaf cells of velvet-leaf. *Journal of chemical ecology*, 19(7), 1293-1301.

Mushtaq, M. N., Sunohara, Y., & Matsumoto, H. (2013). Allelochemical L-DOPA induces quinoprotein adducts and inhibits NADH dehydrogenase activity and root growth of cucumber. *Plant physiology and biochemistry*, 70(s/n), 374-378.

Nakano, H., Nakajima, E., Fujii, Y., Yamada, K., Shigemori, H., & Hasegawa, K. (2003). Leaching of the allelopathic substance, -tryptophan from the foliage of mesquite (*Prosopis juliflora* (Sw.) DC.) plants by water spraying. *Plant growth regulation*, 40(1), 49-52.

Pinheiro, P. F., Costa, A. V., Alves, T. D. A., Galter, I. N., Pinheiro, C. A., Pereira, A. F., & Fontes, M. M. P. (2015). Phytotoxicity and cytotoxicity of essential oil from leaves of *Plectranthus amboinicus*, carvacrol, and thymol in plant bioassays. *Journal of agricultural and food chemistry*, 63(41), 8981-8990.

Politycka, B., & Bednarski, W. (2004). Oxidative burst and lipoxygenase activity induced by hydroxycinnamic acids in cucumber roots. *Allelopathy Journal*, 14(2), 187-196.

Politycka, B., & Gmerek, J. (2008). Effects of ferulic and *p*-coumaric acids on the activity of hydrolytic enzymes and the growth of radicles in germinating seeds of cucumber and pea. *Allelopathy Journal*, 21(2), 227-237.

Reigosa, M. J., Pedrol, N., & González, L. (Eds.). (2006). *Allelopathy: a physiological process with ecological implications*. Springer Science & Business Media.

Rice, E. L. (2012). *Allelopathy*. Academic press.

Rice, E. L. (1984), *Allelopathy*. 2.ed. New York: Academic press, 422p.

Sartor, L. R., Adami, P. F., Chini, N., Martin, T. N., Marchese, J. A., & Soares, A. B. (2009). Alelopatia de acículas de *Pinus taeda* na germinação e no desenvolvimento de plântulas de *Avena strigosa*. *Ciência Rural*, 39(6), 1653-1659.

Schreiner, O., & Sullivan, M. X. (1909). Soil fatigue caused by organic compounds. *Journal of Biological Chemistry*, 6(1), 39-50.

Silva, E. R., Overbeck, G. E., & Soares, G. L. G. (2017). Something old, something new in allelopathy review: what grassland ecosystems tell us. *Chemoecology*, 27(6), 217-231.

Sodaeizadeh, H., Rafieiolhossaini, M., & Van Damme, P. (2010). Herbicidal activity of a medicinal plant, *Peganum harmala* L., and decomposition dynamics of its phytotoxins in the soil. *Industrial Crops and Products*, 31(2), 385-394.

Stupnicka-Rodzynekiewicz, E., Dabkowska, T., Stoklosa, A., Hura, T., Dubert, F., & Lepiarczyk, A. (2006). The effect of selected phenolic compounds on the initial growth of four weed species. *Zeitschrift fur pflanzenkrankheiten und pflanzenschutz-sonderheft*, 20(s/n), 479-486.

Suzuki, L. S., Zonetti, P. C., Ferrarese, M. L. L., & Ferrarese-Filho, O. (2008). Effects of ferulic acid on growth and lignification of conventional and glyphosate-resistant soybean. *Allelopathy Journal*, 21(1), 155-163.

Taban, A., Saharkhiz, M. J., & Hadian, J. (2013). Allelopathic potential of essential oils from four *Satureja* spp. *Biological agriculture & horticulture*, 29(4), 244-257.

Taiz, L., Zeiger, E. (2017). *Fisiologia Vegetal*. Porto Alegre: Artmed, 5 ed., 820 p.

Teerarak, M., Laosinwattana, C., & Charoenying, P. (2010). Evaluation of allelopathic, decomposition and cytogenetic activities of *Jasminum officinale* L. f. var. *grandiflorum* (L.) Kob. on bioassay plants. *Bioresource Technology*, 101(14), 5677-5684.

Tigre, R. C., Silva, N. H., Santos, M. G., Honda, N. K., Falcao, E. P. S., & Pereira, E. C. (2012). Allelopathic and bioherbicidal potential of *Cladonia verticillaris* on the germination and growth of *Lactuca sativa*. *Ecotoxicology and environmental safety*, 84(s/n), 125-132.

Weston, L. A., Ryan, P. R., & Watt, M. (2012). Mechanisms for cellular transport and release of allelochemicals from plant roots into the rhizosphere. *Journal of experimental botany*, 63(9), 3445-3454.

Willis, R. J. (2007). *The history of allelopathy*. Springer Science & Business Media.

Yan, Z. Q., Wang, D. D., Ding, L., Cui, H. Y., Jin, H., Yang, X. Y., & Qin, B. (2015). Mechanism of artemisinin phytotoxicity action: Induction of reactive oxygen species and cell death in lettuce seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 88(s/n), 53-59.

Yang, C. M., Lee, C. N., & Chou, C. H. (2002). Effects of three allelopathic phenolics on chlorophyll accumulation of rice (*Oryza sativa*) seedlings: I. Inhibition of supply-orientation. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 43(4), 299-304.

Zhang, Y., Wang, J., Tan, L., Cao, J., & Li, H. (2015). Effect of allelopathy on the competition and succession of *Skeletonema costatum* and *Prorocentrum donghaiense*. *Marine Biology Research*, 11(10), 1093-1099.

Zhang, Z. Z., Sun, Z. H., Chen, W. H., & Lin, W. X. (2013). Allelopathic effects of organic acid allelochemicals on melon. *Acta Ecol Sinica*, 33(s/n), 4591-4598.

Zheng, Y., & Li, M. (2018). Autotoxicity of phenolic acids in root exudates of *Andrographis paniculata* (Burm. f.) Nees. *Allelopathy Journal*, 45(2), 153-162.

Zorov, D. B., Juhaszova, M., & Sollott, S. J. (2006). Mitochondrial ROS-induced ROS release: an update and review. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1757(5), 509-517.



**Porcentagem de contribuição de cada autor no manuscrito**

José Weverton Almeida-Bezerra – 10%

José Wellington Macêdo Viana – 10%

Viviane Bezerra da Silva – 10%

Adrielle Rodrigues Costa – 10%

Maria Haiele Nogueira da Costa – 5%

Marcos Aurélio Figueiredo dos Santos – 5%

Gledson Ferreira Macedo – 5%

Elvis Estilak Lima – 5%

Isabella Hevily Silva Torquato – 5%

Joice Layanne Guimarães Rodrigues – 5%

Pedro Hudson Rodrigues Teixeira – 5%

João Paulo Camilo de Oliveira – 5%

Adriano Pereira Batista – 5%

Francisco Vivaldo Alves de Sousa – 5%

Crispiniano Macedo Pereira – 5%

Dennis Bezerra Correia – 5%