

ESTRESSE OXIDATIVO MEDIADO POR ALELOQUÍMICOS E SUAS IMPLICAÇÕES NA GERMINAÇÃO E CRESCIMENTO INICIAL DE PLANTAS

Jaqueline Malagutti Corsato¹; Andrea Maria Teixeira Fortes¹; Erly Carlos Porto¹; Maiara Iadwizak Ribeiro¹; Marcelo Fruehwirth¹

¹Universidade Estadual do Oeste do Paraná – UNIOESTE, Centro de Ciências Biológicas e da saúde, Campus de Cascavel, Rua Universitária, 1619, CEP: 85819-110, Bairro Universitário, Cascavel, PR.
E-mail: jaque_corsato@hotmail.com, amtfortes@unioeste.br, maiara_maa@hotmail.com, erly.carlos@gmail.com

RESUMO: o presente trabalho tem como objetivo apresentar uma revisão de literatura sobre o estresse oxidativo gerado por compostos alelopáticos e as formas como as células vegetais combatem esse estresse, visando à ampliação do conhecimento para o desenvolvimento de herbicidas naturais para o controle e manejo adequado de espécies invasoras na agricultura. A alelopatia é definida como qualquer processo envolvendo metabólitos secundários produzidos por plantas, algas, bactérias e vírus que podem influenciar o crescimento e o desenvolvimento de sistemas agrícolas e biológicos de maneira benéfica ou prejudicial. Esse processo vem recebendo atenção da comunidade científica, uma vez que o estudo desse processo auxilia na explicação do padrão de distribuição das comunidades vegetais e também como um importante aspecto das interações entre plantas invasoras e as culturas de interesse comercial. Os aleloquímicos ao entrarem em contato com as células das espécies receptoras podem levar a alterações metabólicas devido ao estresse oxidativo gerado, e assim torna-se interessante compreender como se dá essa interação dos aleloquímicos com o sistema antioxidante uma vez que as pesquisas sobre alelopatia estão voltadas para o interesse em se descobrir moléculas que possam apresentar uma atividade herbicida.

PALAVRAS-CHAVE: Alelopatia, plantas invasoras, sistemas antioxidantes.

OXIDATIVE STRESS MEDIATED ALLELOCHEMICALS AND YOUR IMPLICATIONS AT GERMINATION AND PLANTS INITIAL GROWTH

ABSTRACT: this work has the purpose of showing a review about oxidative stress made by allelochemicals compounds and how plant cells fight that stress, looking for the expansion of knowledge for the development of natural herbicides for proper control and management of invasive species in agriculture. Allelopathy is any process involving secondary metabolites produced by plants, algae, bacteria and viruses that may influence growth and development of agricultural and biological systems, beneficial or detrimental manner. This process has received attention from the scientific community, since the study of this process, assists the standard explanation of plant distribution and as an important aspect of the interactions between weeds and crops of commercial interest. The allelochemicals on contact with the acceptor species cells can lead to metabolic changes due to oxidative stress generated, and so, it is interesting to understand how is the interaction of allelochemicals with the antioxidant system, since researches on allelopathy are aimed at the interest in discovering molecules that can present an herbicidal activity.

KEY WORDS: Allelopathy, invasive plants, antioxidants systems.

INTRODUÇÃO

Um desgaste no solo utilizado para agricultura foi verificado junto ao advento de técnicas agronômicas modernas, onde grandes quantidades de insumos químicos foram aplicadas nas lavouras com o intuito de reduzir o número de espécies vegetais infestantes e por consequência maximizar a produção. Estas grandes quantidades de insumos agrícolas junto ao preparo inadequado do solo, auxiliam no aparecimento de pragas e doenças além de reduzir a capacidade produtiva da área de plantio.

Atualmente, existem várias formas de minimizar os impactos gerados pelas técnicas agrícolas convencionais, dentre eles pode-se citar a rotação de cultura e a adubação verde. Associada a estas técnicas de manejo, seria possível empregar plantas que desenvolvam efeito alelopático através da liberação de substâncias no meio em que ela está inserida, causando efeitos benéficos ou prejudiciais sobre a germinação, crescimento e desenvolvimento dos vegetais que serão cultivados posteriormente.

Neste contexto é importante o conhecimento dos efeitos alelopáticos causados pelas plantas utilizadas nas técnicas de manejo em áreas agrícolas, pois seria interessante empregar espécies vegetais que não apresentassem efeito alelopático inibidor sobre plantas cultivadas e sim que essa ação fosse exercida sobre espécies invasoras. Portanto, por meio de experimentos laboratoriais (fotoperíodo e temperatura controlada) é possível averiguar a existência ou não do efeito alelopático das espécies em estudo.

Os aleloquímicos podem ser seletivos no seu modo de ação e as plantas seletivas nas respostas elaboradas devido à presença dos aleloquímicos. De maneira geral, esses compostos apresentam vários alvos moleculares e podem afetar os processos de respiração, fotossíntese, atividade enzimática, relações hídricas, abertura de estômatos, níveis de hormônios vegetais, disponibilidade mineral, divisão e alongamento celular, estrutura e permeabilidade de membranas e parede celular, sendo que muitos desses processos ocorrem em função do estresse oxidativo. Neste contexto, sabendo a eficiência dos compostos alelopáticos presentes nas plantas torna-se possível o desenvolvimento de herbicidas naturais mais eficazes no controle de plantas invasoras.

Assim, o presente trabalho tem como objetivo apresentar uma revisão de literatura sobre o estresse oxidativo gerado por compostos alelopáticos e as formas como as células vegetais combatem esse estresse, visando à ampliação do conhecimento para o desenvolvimento de herbicidas naturais para o controle e manejo adequado de espécies invasoras na agricultura.

REVISÃO DE LITERATURA

Alelopatia

Espécies vegetais encontram-se ecologicamente distribuídos em comunidades, e por conviverem juntas, interagem entre si e a partir dessas interações surgem populações dominantes (Evert & Eichhorn, 2014). Assim como qualquer comunidade, as comunidades florísticas são estabelecidas através de mecanismos competitivos e/ou alelopáticos. Entretanto, estes termos não devem ser confundidos, pois, correspondem a mecanismos opostos que podem atuar em conjunto para o estabelecimento de populações vegetais (Zanine & Santos, 2004).

Enquanto a alelopatia implica na adição de um fator biológico no meio em que as plantas vivem, a competição compreende a redução ou retirada de um fator ambiental determinante para o crescimento de duas populações. Este processo pode ser intra ou interespecífico, porém, quando ocorre entre indivíduos da mesma espécie gera decréscimos nas populações regulando o tamanho destas (Zanine & Santos, 2004; Ricklefs, 2003; Silva, 2012).

As primeiras análises alelopáticas datam de 300 anos A.C, quando Teophrastus, filósofo grego, discípulo de Aristóteles, considerado o pai da botânica, descreveu em seus trabalhos que plantas de grão de bico levavam a “exaustão” do solo impedindo o crescimento de outras espécies, demonstrando que essa interação planta-planta já era conhecida há algum tempo (Rice, 1984; Li et al., 2010).

No entanto o primeiro a definir o termo alelopatia foi Molisch (1937), termo com origem grega *allelon* que significa de um para outro e *pathós* que designa sofrer, descrevendo este efeito como a influência de um organismo sobre outro através de substâncias químicas produzidas por um deles, podendo prejudicar ou favorecer a espécie receptora. Este efeito pode ser verificado sobre todos os organismos, porém nos vegetais ele torna-se mais evidente. Com a evolução das pesquisas na área, Rice (1984) redefiniu o termo alelopatia como qualquer efeito direto ou indireto, benéfico ou prejudicial de uma planta ou microorganismo sobre outra planta mediante a produção de compostos químicos liberados no ambiente (Almeida, 1991; Ferreira & Aquila, 2000).

Em 1998 a Sociedade Internacional de Alelopatia cunhou o termo como “*qualquer processo envolvendo metabólitos secundários produzidos por plantas, algas, bactérias e vírus que podem influenciar o crescimento e o desenvolvimento de sistemas agrícolas e biológicos*” sem desconsiderar que essa influência pode ser benéfica ou prejudicial para o organismo

receptor dos aleloquímicos (Gniazdowska & Bogatek, 2005).

A alelopatia, há medida que as pesquisas avançam, vem recebendo atenção da comunidade científica, uma vez que o estudo desse processo auxilia na explicação do padrão de distribuição das comunidades vegetais e também como um importante aspecto das interações plantas invasoras e as culturas de interesse comercial (Whittaker 1970; Rice 1979).

O metabolismo das plantas pode ser dividido em primário e secundário, sendo o primário representado pela fotossíntese e respiração, o qual é considerado universal entre as espécies vegetais enquanto o secundário é singular e adaptativo, e os compostos produzidos, denominados metabólitos secundários, ao serem liberados no ambiente influenciam na dinâmica dos ecossistemas (Rizvi & Rizvi, 1992; Silva, 2012).

A produção dos metabólitos secundários é influenciada por fatores genéticos intrínsecos da própria espécie e outros como a radiação UV, disponibilidade hídrica, temperatura, intensidade luminosa e disponibilidade de nutrientes (Taiz & Zeiger, 2013; Trezzi et al., 2016). Almeida et al. (2016) relatam que as concentrações de sesquiterpenos variam em plantas de copaíba (*Copaifera langsdorffii*) dependendo da estação do ano, demonstrando que múltiplas condições ambientais, principalmente a interação da variação diária de temperatura e luz, associada as variações na disponibilidade hídrica entre as estações, influencia na quantidade e na qualidade dessas substâncias.

Almeida (1998) acreditava que estas substâncias alelopáticas seriam apenas resíduos do metabolismo celular, armazenados nos vacúolos das células vegetais. No entanto, Trezzi et al. (2016) ressaltam que a capacidade de produzir ou a tolerar essas substâncias no meio representam uma vantagem evolutiva das plantas sobre outros organismos. Cada espécie vegetal pode sintetizar mais de um tipo de metabólito secundário específico, que possuem ação diferenciada sobre outras plantas (Wink et al., 2010). Dentre os metabólitos secundários mais conhecidos, estão àqueles pertencentes às classes dos terpenos, compostos fenólicos e compostos nitrogenados, sendo os terpenóides, compostos fenólicos, alcaloides, ácidos cianogênicos e alcalóides com efeitos bem descritos na literatura (Gniazdowska & Bogatek, 2005; Taiz & Zeiger, 2013).

Os metabólitos secundários são produzidos em quase a totalidade dos tecidos vegetais, variando seu local de produção e sua concentração nos órgãos vegetais no espaço e no tempo. Após a produção, as substâncias alelopáticas nas células vegetais e como resposta há estímulos ambientais liberadas por volatilização, exsudação pelas raízes, lixiviação e degradação da serapilheira por microorganismos (Almeida, 1988; Monteiro & Vieira, 2002; Souza-Filho et al., 2006).

O modo como os aleloquímicos são liberados diz muito sobre a natureza dessas substâncias. Segundo Rice (1984) esses compostos provenientes do metabolismo secundário podem ser liberados das células basicamente por volatilização, lixiviação, exsudação radicular e pela decomposição dos resíduos vegetais mediada por microorganismos.

A volatilização compreende a liberação de substâncias de difícil detecção como os terpenos, principalmente pelas folhas dos vegetais, podendo ou não afetar diretamente as plantas vizinhas. As plantas que liberam substâncias através do processo de volatilização são também conhecidas como plantas aromáticas. Vale ressaltar que, a liberação dessas substâncias voláteis interfere diretamente na composição florística do local onde essas espécies se desenvolvem. Um exemplo clássico de volatilização de compostos da classe dos terpenos está nos chaparraís da Califórnia, onde os terpenos liberados pelas espécies *Salvia leucocephala* e *Artemisia californica* impede o desenvolvimento de outras plantas (Pires & Oliveira, 2011).

Os ensaios realizados por Alves et al. (2004) indicam que a concentração de 1% de óleos voláteis presentes na canela, alecrim-pimenta, capim-citronela e alfavaca-cravo inibem completamente o crescimento da raiz do alface, enquanto que a mesma concentração do óleo essencial da planta de jaborandi estimula o crescimento da mesma espécie em relação à testemunha.

A lixiviação dos compostos aleloquímicos ocorre na natureza principalmente devido à ação diária da chuva e do orvalho os quais agem como carreadores de compostos das classes dos terpenos, alcaloides e compostos fenólicos das folhas até o solo. Esse processo é considerado o caminho mais efetivo para a liberação dos aleloquímicos, porém, a quantidade e a qualidade das substâncias lixiviadas dependem de fatores externos e internos como a intensidade da chuva, estado nutricional das folhas, características foliares e idade fisiológica do vegetal (Rice, 1984; Reigosa, 1999; Carmo & Ferreira, 2004).

Fujji et al. (2003) desenvolveram o “*método do sanduíche*” para a avaliação do efeito alelopático de compostos lixiviados por folhas vegetais. O método consiste em colocar as folhas da espécie que se deseja estudar o efeito alelopático entre duas camadas de ágar, o qual serve como um veículo para transportar as substâncias até a espécie alvo. Utilizando-se desse método Cândido et al. (2010) verificaram o potencial alelopático de lixiviados de folhas das espécies invasoras *Amaranthus viridis* e *Leonurus sibiricus*, apresentaram elevados índices de fitotoxicidade tanto na germinação (25%) como no desenvolvimento inicial do alface.

Já o processo de liberação dos compostos secundários pelas raízes (exsudação), envolve a liberação de um grande conjunto de substâncias e possui grande importância tendo

em vista que ele afeta diretamente os microorganismos presentes na rizosfera e pode prejudicar as raízes de outras plantas (Almeida, 1988; Monteiro & Vieira, 2002; Pires & Oliveira, 2011).

Espécies pertencentes à família Fabaceae, geralmente liberam por suas raízes substâncias pertencentes ao grupo dos isoflavonóides e sesquiterpenos. Porém, há evidências de que além destes compostos isoflavonóides o tremoço branco também exsuda pelas suas raízes substâncias pertencentes ao grupo dos ácidos orgânicos, como o ácido málico e ácido cítrico. Sendo que normalmente estes ácidos orgânicos são responsáveis pela inibição da germinação de sementes de outras espécies, assim como os compostos fenólicos e isoflavonóides (Bais, et al., 2004; Peñaloza et al., 2002; Monteiro & Vieira, 2002; Taiz & Zeiger, 2013).

Outras espécies vegetais cultivadas também liberam substâncias por suas raízes. Um exemplo amplamente conhecido é o sorgo (*Sorghum bicolor* L.) que exsuda o aleloquímico sorgoleone, o qual apresenta fitotoxicidade sobre várias espécies vegetais como a soja, trigo e caruru, porém plantas de feijão apresentam-se mais resistentes a esta substância conforme o que foi relatado por Souza e colaboradores (1999) indicando uma variada suscetibilidade aos compostos aleloquímicos conforme as espécies estudadas.

A liberação de aleloquímicos pela decomposição do material vegetal envolve a ação de microrganismos e a ruptura das células dos tecidos vegetais seguida da lixiviação dos compostos para o solo. Devido ao fato de envolver a ação de microrganismos esse processo pode levar a transformação dessas moléculas fazendo com que os compostos gerados sejam mais tóxicos do que os originais (Rice, 1984; Almeida 1988). Geralmente, após a degradação da matéria orgânica os aleloquímicos encontram-se distribuídos de maneira desuniforme no solo, assim, a extensão dos efeitos alelopáticos depende do maior contato das raízes das plantas aceptoras com as partículas do solo (Pires & Oliveira, 2011).

Independente da forma de liberação dos aleloquímicos, a permanência destes no solo depende da taxa de transferência, principalmente da adsorção e lixiviação, e da taxa de degradação dessas substâncias. Dentre os fatores que podem interferir na disponibilidade dos aleloquímicos no solo destaca-se as frações de argila e matéria orgânica, a disponibilidade hídrica, o pH do solo e a atividade microbiológica, assim, o potencial alelopático de muitos compostos não é expresso em algumas regiões devido a química do solo (Trezzi et al. 2016).

Almeida et al. (2008) afirmam que o efeito alelopático é mais proeminente em solos arenosos do que em solos ricos em matéria orgânica, uma vez que em solos “pobres” a inativação e degradação dos compostos alelopáticos são mais lentos, devido a escassez de

microrganismos.

Segundo a literatura, vários compostos com potencial alelopático, como o sorgoleone e as catequinas, apresentam sua atividade alelopática reduzida no ambiente, por formarem colóides com as partículas do solo. Dessa forma, para que os metabólitos secundários possam interferir no crescimento e no desenvolvimento das espécies próximas, esses compostos após a sua liberação devem estar disponíveis na solução do solo para que possam ser absorvidos pelas plantas receptoras (Teasdale et al., 2012; Li et al., 2013; Trezzi et al., 2016). Neste contexto, experimentos em laboratórios em que condições de luz, temperatura e disponibilidade hídrica são controladas, constituem os primeiros passos na identificação do comportamento das plantas associadas aos aleloquímicos (Cândido et al., 2010).

Assim, destacamos que o estudo da alelopatia implica em fases de investigações, sendo importante primeiramente a avaliação do potencial alelopático na germinação e desenvolvimento inicial utilizando-se espécies bioindicadoras como a alface, tomate e/ou pepino, seguido da identificação, caracterização e isolamento dos aleloquímicos, além de experimentos a campo para comprovar os efeitos dessas substâncias sobre o crescimento e desenvolvimento das espécies de uma determinada região (Ferreira & Áquila, 2000; Souza Filho, 2006).

Mecanismos de ação dos aleloquímicos e o estresse oxidativo

O interesse dos pesquisadores em estudar os mecanismos de ação dos aleloquímicos é devido à busca pelo entendimento das relações ecológicas nas comunidades vegetais, além da necessidade em encontrar moléculas naturais menos agressivas ao ecossistema, que possam ser utilizadas como herbicidas (Almeida et al., 2008; Trezzi et al., 2016).

Quanto ao modo de ação dos aleloquímicos, estes podem agir sobre o crescimento, desenvolvimento e até mesmo na germinação de muitos vegetais (Ferreira & Aquila, 2000). Padhy et al. (2000) ressalta que a germinação de cereais é comprometida pela presença de aleloquímicos provenientes das folhas da espécie *Eucalyptus globosus*, devido a redução da atividade da enzima alfa-amilase a qual é necessária para a degradação do amido e fornecimento de substratos respiratórios para o processo. Assim, verificamos que os aleloquímicos podem influenciar diretamente a germinação, uma vez que é um processo biológico caracterizado pela reativação do metabolismo das sementes, seguido do fornecimento de energia ao embrião proveniente da degradação e mobilização de reservas, se encerrando com o alongamento do eixo embrionário e emergência da raiz primária (Rajjou et al., 2012; Bewley et al., 2013; Marcos Filho, 2015).

Vale ressaltar também que os aleloquímicos podem ser seletivos no seu modo de ação e as plantas seletivas nas respostas elaboradas devido à presença dos aleloquímicos (Almeida et al., 2008). De maneira geral, esses compostos apresentam vários alvos moleculares e podem afetar os processos de respiração, fotossíntese, atividade enzimática, relações hídricas, abertura de estômatos, níveis de hormônios vegetais, disponibilidade mineral, divisão e alongamento celular, estrutura e permeabilidade de membranas e parede celular, sendo que muitos desses processos ocorrem em função do estresse oxidativo (Rezende et al., 2003; Gniazdowska & Bogatek, 2005; Oracz et al., 2007).

Durante as primeiras fases da germinação enzimas do ciclo do glioxilato, como a isocitrato liase aumentam sua atividade e são requeridas para a mobilização de reservas energéticas. Porém os aleloquímicos, ácido ferúlico e p-cumárico inibem a mobilização de lipídeos das sementes de canola e alcaloides a germinação de sementes de girassol devido à redução dessa enzima, comprometendo assim o alongamento do eixo embrionário e consequentemente o estabelecimento das plântulas em campo (Baleroni et al., 2000; Gniazdowska & Bogatek, 2005).

No início dos anos 90 a produção de radicais livres nas células vegetais era correlacionada com mecanismos de defesa das plantas ao ataque de patógenos, no entanto com o avanço das pesquisas, fica evidente que vários fatores abióticos como a luz, temperatura e estresse hídrico e fatores bióticos, como a presença de aleloquímicos no ambiente podem gerar estresse oxidativo nas células vegetais (Gniazdowska et al., 2014).

O acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs), mediado pela presença de aleloquímicos no ambiente, podem levar à danos no crescimento e desenvolvimento de outras plantas (Cruz-Ortega et al., 2002; Gniazdowska et al., 2014). As EROs são formadas durante o metabolismo aeróbico e podem afetar diretamente a permeabilidade da membrana celular, promovendo danos ao DNA e consequentemente à síntese de proteínas, provocando assim um estresse biótico oxidativo nas células vegetais (Almeida et al., 2008; Barbosa et al., 2014).

A toxicidade de muitos compostos alelopáticos como as quinonas e fenóis deve-se ao fato, desses compostos serem metabolizados nas células vegetais, formando radical semioquímicos, os quais doam elétrons facilmente para o oxigênio transformando-o no radical superóxido o qual é muito reativo e pode levar a formação de outros radicais como o hidroxil e hidroxiperoxil. Em conjunto esses radicais livres atuam em vários sítios das células vegetais levando a peroxidação lipídica e consequente dano de membrana e morte celular (Yu et al., 2003; Weir et al., 2004).

Ao analisar os dados apresentados por Meira (2016), observamos que a redução na

porcentagem de germinação das sementes de tomate quando submetidas às maiores proporções (10% p/v) do extrato aquoso das folhas secas do *Cajanus Cajan* é acompanhada do aumento nos níveis de MDA, indicando peroxidação lipídica e danos de membrana devido à presença de aleloquímicos da classe dos compostos fenólicos e triterpenos pentacíclicos.

Segundo Gniazdowska & Bogatek (2005) e Barbosa et al. (2014) o acúmulo de EROS, principalmente dos radicais superóxido e peróxido de hidrogênio, nas células vegetais é acompanhado da ativação de sistemas antioxidantes, associado à síntese de moléculas como a glutathione redutase, ascorbato e tocoferol, além da atividade de enzimas como a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e a peroxidase (POD).

Segundo Weir et al., (2004) o aumento na concentração dos radicais livres nas células fazem com que haja um aumento na produção das enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e GSH como um mecanismo de defesa dos vegetais. Porém, os mesmos autores relatam que dependendo do tipo de aleloquímicos essas enzimas ao invés de terem sua atividade estimulada elas são inibidas, e assim o crescimento e o desenvolvimento é comprometido.

Em resumo observa-se que a primeira enzima que atua nessa linha de defesa antioxidante, para as células vegetais é a superóxido dismutase (SOD) (McDonald, 1999; Alscher et al., 2002; Scandalios, 2005). A SOD é uma enzima chave na defesa antioxidante de plantas devido à sua capacidade em dismutar dois radicais do ânion superóxido (O_2^-) em peróxido (H_2O_2) e oxigênio molecular (O_2) (Willekens et al., 1995; Alscher et al., 2002; Scandalios, 2005).

Já a atividade das catalases (CAT) é efetiva, principalmente, em concentrações relativamente altas de H_2O_2 (mM) produto gerado pela SOD, atuando no processo de dismutação do H_2O_2 em água (H_2O) e oxigênio molecular (O_2), por isso são consideradas indispensáveis para a desintoxicação de EROs, especialmente em condições de estresse severo, quando os níveis de H_2O_2 estão elevadas (Garg & Manchanda, 2009; Dubey, 2011).

Outra enzima relacionada à eliminação do radical peróxido é a peroxidase (POD), uma classe de enzimas que assim como a catalase, tem como objetivo transformar esse radical peróxido de hidrogênio em H_2O e O_2 (Bhatt & Tripathi, 2011; Barbosa et al., 2014). Algumas peroxidases são constitutivamente expressas, enquanto outras são induzidas por estresses ambientais, como constatado em estudos em que baixas atividades mostram sintomas de estresse menos graves e as altas, sintomas mais expressivos (Barbosa et al., 2014).

Há vários trabalhos que comprovam que os aleloquímicos podem influenciar direto ou indiretamente o balanço entre a produção e a eliminação de radicais livres nas células

vegetais, sendo uma das formas de produção de radicais livres o bloqueio da cadeia de transporte de elétrons da respiração ou da fotossíntese, deixando os elétrons livres para reagir com o oxigênio formando assim o radical superóxido (Almeida et al., 2008).

O sorgoleone, substância presente no sorgo (*Sorghum bicolor*) com potencial alelopático sobre diversas espécies, é capaz de inibir a fotossíntese através do bloqueio da cadeia de transporte de elétrons, impedindo que os elétrons fluam do fotossistema II para o fotossistema I, aumentando assim a produção de radicais livres que passam a atacar e danificar o sistema de membranas das células vegetais, reduzindo o crescimento de plantas que crescem na proximidade. Sabe-se também que o sorgoleone e outros aleloquímicos como as benzoquinonas inibe a enzima chave da produção de plastoquinona, p-hidroxyzifenilpiruvato (HPPD). A inibição dessa enzima altera a biossíntese de carotenoides pelas plantas e consequentemente os resultados levam a queda foliar (Gniazdowska & Bogatek, 2005).

Segundo Macias et al. (1999) *Helianthus annuus* também é uma planta que apresenta um forte efeito alelopático sobre o crescimento e desenvolvimento de outras plantas e estudos realizados por Oracz et al. (2007), demonstram que a redução na porcentagem de germinação da mostarda (*Sinapsis alba*) com a presença do extrato aquoso de *H. annuus* ocorre devido ao acúmulo de radicais livres e a ineficiência das enzimas antioxidantes CAT, SOD e glutatona redutase em eliminar esses compostos nas células das sementes dessa espécie. Conforme relatado por Kupidowska et al. (2006) o acúmulo de peróxido de hidrogênio nas sementes de mostarda ocorre 18 horas após a embebição das mesmas em extrato aquoso das folhas de girassol e associado a ineficiência do sistema antioxidante os aleloquímicos são responsáveis pelo estresse oxidativo gerado.

Neste contexto, sabendo a eficiência dos compostos alelopáticos presentes nas plantas de girassol em reduzir a germinação de outras espécies e conhecendo os mecanismos que levam a esse efeito, torna-se possível o desenvolvimento de herbicidas naturais eficazes no controle de plantas invasoras (Azania et al., 2003; Oracz et al., 2007).

Em nível celular, observa-se que a redução do crescimento das plantas na presença de aleloquímicos é associada com uma forte inibição da mitose e/ou rompimento da estrutura das organelas, como por exemplo, o núcleo e as mitocôndrias (Almeida et al., 2008). Segundo Pires et al. (2001) o efeito alelopático induzido pelo extrato de folhas de leucena sobre as plantas de milho, arroz, e algumas espécies invasoras como o desmódio e a guanxuma deve-se ao fato de que aleloquímicos presentes nessa planta reduzem o índice mitótico, como acontece com o milho, onde a telófase é completamente bloqueada.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base no que foi apresentado nesse trabalho fica evidente que as plantas influenciam o crescimento e o desenvolvimento de outras espécies através da produção e liberação de aleloquímicos no ambiente. Essas moléculas por sua vez, ao entrarem em contato com as células das espécies receptoras podem levar a alterações metabólicas devido ao estresse oxidativo gerado. Esse estresse oxidativo, leva a produção de radicais livres (ROS), os quais podem gerar danos no sistema de membrana e ao material genético, que por sua vez, culmina com a morte das células vegetais, sendo os processos de germinação e crescimento inicial amplamente influenciado.

Como mecanismo de defesa, nas células vegetais, um complexo enzimático é acionado na tentativa de reverter os danos gerados pelos radicais livres produzidos durante o estresse oxidativo mediado pelos aleloquímicos. Esse complexo enzimático envolve uma cascata de reações mediadas por enzimas como a superóxido dismutase, catalases e peroxidases as quais acabam transformando os radicais superóxido e peróxido de hidrogênio em água e assim os níveis de radicais livres nas células são controlados e os danos celulares minimizados.

Porém, demonstramos relatos em que a presença do aleloquímicos impede a eficiência desse sistema enzimático antioxidante, e sem o funcionamento correto dessas enzimas o sistema de endomembranas dos vegetais é atacado e o desenvolvimento comprometido. Neste contexto, torna-se interessante compreender como se dá essa interação dos aleloquímicos com o sistema antioxidante uma vez que as pesquisas sobre alelopatia estão voltadas para o interesse em se descobrir moléculas que possam apresentar uma atividade herbicida.

Assim, nós encorajamos linhas de pesquisas voltadas para os estudos em que seja possível a compreensão de como os aleloquímicos podem gerar o estresse oxidativo e se esse estresse influencia nos processos de germinação e desenvolvimento dos vegetais a fim de se encontrar espécies que possam servir como herbicidas naturais, reduzindo assim o impacto gerado pela aplicação de insumos na agricultura convencional.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, F.S. Efeitos alelopáticos de resíduos vegetais. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília, v. 26, n. 2, p. 221–236, 1991.
- ALSCHER, R.G.; ERTURK, N.; HEATH, L.S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n.372, p. 1331-1341, 2002.
- ALMEIDA, L.F.R.; PORTELLA, R.O.; BUFALO, J.; MARQUES, M.O.M.; FACANALI, R.; FREI, F. Non-Oxygenated sesquiterpenes in the essential oil of *Copaifera langsdorffii* desf. Increase during the day in the dry season. **PLOS ONE**, v. 11, n. 2, p. 1–12, 2016.
- ALMEIDA, G.D.; ZUCOLOTO, M.; ZETUN, M.C.; COELHO, I.; SOBREIR, F.M. Oxidative stress in vegetable cells mediated by allelochemicals, **Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín**. v.61 n. 1 p.4237-4247, 2008.
- ALMEIDA, F. S. A alelopatia e as plantas. **Circular**, n 53. Londrina, IAPAR, 1988. 60p.
- ALVES, M.C.S.; FILHO, S.M.; INNECCO, R.; TORRES, S.B. Alelopatia de extratos voláteis na germinação de sementes e no comprimento da raiz de alface. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 39, n. 11, p. 1083–1086, 2004.
- AZANIA, A.A.P.M.; AZANIA, C.A.M.; ALVES, P.L.C.A.; PALANIRAJ, R.; KADIAN, H.S.; SATI, S.C.; RAWAT, L.S.; DAHIYA, D.S.; NARWAL, S. Allelopathic plants 7. Sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Allelopathy Journal**. v.11,p.1–20, 2003.
- BAIS, H.P.; PARK, S.W.; WEIR, T.L.; CALLAWAY, R.M.; VIVANCO, J.M. How plants communicate using the underground information superhighway. **Trends Plant Science**, v.9, p.26–32, 2004.
- BARBOSA, M.R.; SILVA, M.M.A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CAMARA, T.R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, n. 3, p.379–390, 2014.
- BEWLEY, J.D.; BRADFORD, K.J.; HILHORST, H.W.M.; NONOGAKI, H. **Seeds: physiology of development, germination and dormancy**. 3 ed. New York, 2013. 392p.
- BHATT, I.; TRIPATHI, B.N. Plant peroxiredoxins: catalytic mechanisms, functional significance and future perspectives. **Biotechnology Advances**, v.29, p.850-859, 2011.
- CÂNDIDO, A.C.S.; DIAS, A.C.R; SERRA, A.P.; CHRISTOFFOLETI, P.J.; SCALON, S.P.Q.; PEREIRA, M.T.L. Potencial alelopático de lixiviados das folhas de plantas invasoras pelo método sanduiche. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 8, n. 3, p.268–272, 2010.
- CARMO, F. M. Da. S.; FERREIRA, K. M. Princípios básicos em alelopatia. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 55; ENCONTRO REGIONAL DE BOTÂNICOS, 26, 2004, Viçosa. **Anais**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, p.2-10.
- CRUZ-ORTEGA, R.; AYALA-CORDERO, G.; ANAYA, A.L. Allelochemical stress produced by the aqueous leachate of *Callicarpa acuminata*: effects on roots of bean, maize, and tomato. **Physiologia Plantarum**, v.116, p.20–27, 2002.

DUBEY, R.S. Metal toxicity, oxidative stress and antioxidative defense system in plants. In: GUPTA, S.D. (Ed.). **Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants**. Enfield: Science Publishers, 2011. p.178-203.

FERREIRA, G.A.; AQUILA, M.E.A. Alelopatia: uma área emergente na ecofisiologia. **Revista brasileira de fisiologia vegetal**, v.12, p. 175-204, 2000.

FILHO, A.P.S.S. **Alelopatia e as plantas**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2006. 159 p.

FILHO, J.M. **Fisiologia de Sementes de Plantas Cultivadas**. 2. ed. Londrina: Associação Brasileira de Tecnologia de Sementes – ABRATES, 2015 660p.

FUJII, Y.; PARVEZ, S.S.; PARVEZ, M.M.; OHMAE, Y.; IIDA, O. Screening of medicinal plant species for allelopathic activity using the sandwich method. **Weed Biology and Management**, v.3, p. 233-241, 2003.

GARG, N.; MANCHANDA, G. ROS generation in plants: Boon or bane? **Plant Biosystems**, v.143, n.1, p. 81-96, 2009.

GNIAZDOWSKA, A; BOGATEK, R. Allelopathic interactions between plants. Multisite action of allelochemicals. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 27, n. 3, p. 395–407, 2005.

GNIAZDOWSKA, A.; KRASUSKA, U.; ANDRZEJCZAK, O.; SOLTYS, D.; Allelopathic Compounds as Oxidative Stress Agents: Yes or NO. In: GUPTA, J.K.; IGAMBERDIEV, A.U. (Ed.). **Reactive Oxygen and Nitrogen Species Signaling and Communication in Plants, Signaling and Communication in Plants**. Switzerland: Springer international Publishing, 2015. p.155–176.

KUPIDLOWSKA, E.; GNIAZDOWSKA, A.; STEPIEŃ, J.; CORBINEAU, F.; VINEL, D.; SKOCZOWSKI, A.; JANECKO, A.; BOGATEK, R. Impact of sunflower (*Helianthus annuus* L.) extracts upon reserve mobilization and energy metabolism in germinating mustard (*Sinapis alba* L.) seeds. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, n. 12, p.2569–2583, 2006.

LI, Z. H.; WANG, Q.; RUAN, X.; PAN, C.; JIANG, D. Phenolics and plant allelopathy. **Molecules**, v. 15, n. 12, p.8933–8952, 2010.

LI, X. J.; XIA, Z.C.; KONG, C.H.; XU, X.H. Mobility and microbial activity of allelochemicals in soil. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 61, n. 21, p. 5072–5079, 2013.

MACIAS, F.A.; OLIVA, R.M.; VARELA, R.M.; TORRES, A.; MOLINILLO, J.M.G. Allelochemicals from sunflower leaves cv. Peredovick. **Phytochemistry**, v.52, n.4, p.613–621, 1999.

MCDONALD, M.B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment. **Seed Science and Technology**, Zurich, v. 27, n. 1, p. 177-237, 1999.

MEIRA, R.O. **Alelopatia entre espécies arbustivo-arbóreas utilizadas para restauração ambiental**. 2016. Tese (Mestrado em conservação e manejo de recursos naturais) – Universidade estadual do oeste do Paraná (Unioeste), Paraná, 2016.

MONTEIRO, C.A.; VIEIRA, R.A. Substâncias alelopáticas In: CASTRO, P.R.C.; SENA, J.O.A.; KLUGE, R.A. **Introdução à fisiologia do desenvolvimento vegetal**. Maringá: eduem, 2002.

MOLISCH, H. 1937. **Der Einfluss einer pflanze auf die andere. Allelopathy**. Gustav Fischer Verlag: Jena. 106 p.

ORACZ, K.; BAILLY, C.; GNIAZDOWSKA, A.; CÔME, D.; CORBINEAU, F.; BOGATEK, R. Induction of oxidative stress by sunflower phytotoxins in germinating mustard seeds. **Journal of Chemical Ecology**, v. 33, n. 2, p.251–264, 2007.

PADHY, B.; PATNAIK, P.K.; TRIPATHY, A.K. Allelopathic potential of Eucalyptus leaf litter leachates on germination of seed ling growth of finger millet. **Allelopathy Journal**, v.7(1), p.69-78, 2000.

PEÑALOZA, E.; CORCUERA, L. J.; MARTONEZ, J. Spatial and temporal variation in citrate and malate exudation and tissue concentration as affected by P stress in roots of white lupin. **Plant and Soil**, vol. 241, p. 209-221, 2002.

PIRES, M.; OLIVEIRA, V. R. Alelopatia. In: OLIVEIRA, R.S.; CONSTANTIN, J.; INQUE, M.H. (Ed.). **Biologia e Manejo de Plantas Daninhas**, Curitiba: Omnipax Editora, 2011. p.95–123, 2011.

PIRES, N.M.; SOUZA, I.R.P.; PRATES, H.T.; FARIA, T.C.L.; FILHO, I.A.P.; MAGALHÃES, P.C. Efeito do extrato aquoso de leucena sobre o desenvolvimento, índice mitótico e atividade da peroxidase em plântulas de milho. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.13, n.1, p. 55-65, 2001.

RAJOU, L.; DUVAL, M.; GALLARDO, K.; CATUSSE, J.; BALLY, J.; JOB, C.; JOB, D. Seed Germination and Vigor. **Annual Review of Plant Biology**, v. 63, n. 1, p.507–533, 2012.

REIGOSA, M.J.; SÁNCHEZ, A.M.; GONZÁLEZ, L. Ecophysiological approach in allelopathy. **Critical Reviews in Plant Sciences**. v.18, n,5, p.577-608, 1999.

REZENDE, C.P.; PINTO, J.C.; EVANGELISTA, A.R.; SANTOS, I.P.A. Alelopatia E Suas Interações Na Formação e manejo de pastagens. **Boletim Agropecuario**, v.54, p. 1–55, 2003.

RICE, E. L. Allelopathy – an update. **The Botanical Review**, v.45, n.1, p.15-109, 1979.

RICE, E.L. **Allelopathy**. 2nd ed. New York: Academic Press, 1984. 422p.

RICKLEFS, R.E. **A economia da natureza**. 3 edição, Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003. 503p.

RIZVI, S.J.N.; RIZVI, V. **Allelopathy: basic and applied aspects**. London: Chapman & Hall, 1992. 480p.

SCANDALIOS, J.G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, Ribeirão Preto, v. 38, p. 995-1014, 2005.

SILVA, P. S. S. Atuação dos aleloquímicos no organismo vegetal e formas de utilização da alelopatia na agronomia. **Biotemas**, v.25, n. 3, p.65–74, 2012.

SOUZA, C. N.; SOUZA, I.F.; PASQUAL, M. Extração e ação de sorgoleone sobre o crescimento de plantas. **Ciência agrotecnológica**, Lavras, v.23, n.2, p. 331-338, 1999.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4 ed. Porto Alegre: Artmed, 2013, 319p.

TEASDALE, J.R. RICE, C.P.; CAI, G.; MANGUM, R.W. Expression of allelopathy in the soil environment: Soil concentration and activity of benzoxazinoid compounds released by rye cover crop residue. **Plant Ecology**, v.213, n. 12, p.1893–1905, 2012.

TREZZI, M.M.; VIDAL, R.A.; JUNIOR, A.A.B.; BITTENCOURT, H.V.H.B.; FILHO, A.P.S.S. Allelopathy: driving mechanisms governing its activity in agriculture. **Journal of Plant Interactions**, v. 11, n. March, p. 53–60, 2016.

WEIR, T. L.; PARK, S-W; VIVANCO, J. M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. **Current Opinion in Plant Biology**, v.7, p.472-479, 2004.

WHITTAKER, R.H. 1970. **Communities and Ecosystems**. New York: Macmillan. 1970. 352p.

WILLEKENS, H.I.D.; MONTAGU, M.V.; CAMP, W.V. Catalases in plants. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 1, n.3, p. 207-228, 1995.

WINK, M. Biochemistry, physiology and ecological functions of secondary metabolites. In: WINK M, (Ed.). **Biochemistry of Plant Secondary Metabolism**, 2nd edition. West Sussex: Wiley-Blackwell, 2010, p.1–19.

YU, J.Q.; Ye, S.F.; Zhang, M.F.; Hu, W.H. Effects of root exudates and aqueous root extracts of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals, on photosynthesis and antioxidant enzymes in cucumber. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 31, n. 2, p. 129–139, 2003.

ZANINE, A.M.; SANTOS, E.M. Competição entre espécies de plantas – Uma revisão. **Revista da FZVA**. Uruguaiana, v. 11, n. 1, p. 10-30, 2004.