

ALELOPATÍA: UN NUEVO RETO EN LA CIENCIA DE LAS ARVENSES EN EL TRÓPICO

Carolina Zamorano M.¹

¹Profesora Auxiliar, Departamento de Fitotecnia, Universidad de Caldas. E-mail: carolina.zamorano@ucaldas.edu.co

Recibido: 13 de junio, 2006; aprobado: 2 de agosto, 2006



RESUMEN

A pesar de que el origen de la alelopatía se remonta varios años en la historia de la humanidad, poca terminología e información se maneja en torno al tema. En la agricultura convencional, el uso de agroquímicos ha repercutido en más problemas con el manejo de plagas, enfermedades y arvenses, por lo que la profundidad en el estudio de las nuevas estrategias basadas en fenómenos naturales, como los alelopáticos, es fuente de nuevas ideas de investigación. Algunos estudios se han centrado sobre el potencial que podrían tener algunas especies de arvenses y cultivos como herramientas para el manejo integrado de arvenses. Sin embargo, las perspectivas del uso de la alelopatía en el manejo de arvenses tienen grandes vacíos en ciencias básicas y aplicadas, las cuales son necesarias para solucionar los problemas prácticos relacionados con los sistemas de producción agrícola.

Palabras clave: interferencia, manejo integrado, malezas.

ABSTRACT

ALLELOPATHY: A NEW CHALLENGE IN WEED SCIENCE IN THE TROPICS

Although allelopathy's origin goes back several years in human history, little information has been handled on this topic. In conventional agriculture, the use of agrochemicals has originated more problems regarding pests, plant diseases and weed management, which has given importance to the deeper study of new strategies based on natural phenomena, such as allelopathy, as a source of research ideas. Some studies have focused on the potential of some weeds and crops as tools for integrated weed management. However, the perspectives of allelopathy use in weed management need more knowledge in basic and applied sciences required to solve practical problems related with the agricultural production systems.

Key words: interference, integrated management, weeds.

INTRODUCCIÓN

Uno de los hábitats más intensiva y extensivamente manipulados son los agroecosistemas. El manejo de dichos ecosistemas es crucial, no sólo porque proveen los alimentos para la población humana, sino por las repercusiones de las actividades involucradas en su manejo, como la aplicación de plaguicidas y fertilizantes, y la reducción de la diversidad biológica, entre otras. En las últimas décadas, en particular, ha preocupado la sostenibilidad de esta actividad y se sugiere que ello depende del conocimiento de los procesos ecológicos que permitan ser más cuidadosos con el manejo del ambiente (Dyck & Liebman, 1994).

Una arvense es una planta que interfiere con una actividad agrícola humana o que de alguna manera interfiere con un propósito agrícola productivo (Akobundu, 1987). Las arvenses son un componente importante de los sistemas agrícolas que en la mayoría de las situaciones no es deseado, lo cual ha determinado la adopción de medidas que buscan disminuir el impacto de dicho componente sobre las plantas de interés (Gallagher *et al.*, 1999).

Las arvenses, como seres vivos, sobreviven a diversas situaciones de estrés, desde la presión de la selección natural hasta las prácticas de labranza y de manejo empleadas en las zonas cultivadas. Su persistencia en el ambiente (suelo) es una medida de su capacidad para sobrevivir en un hábitat disturbado (Akobundu, 1987). Algunos de los mecanismos que permiten su sobrevivencia son la habilidad para producir grandes cantidades de semillas, ciclos de vida cortos, latencia de las semillas y periodicidad en la germinación de las semillas. Por su parte, las arvenses perennes persisten gracias a la latencia de las yemas presentes en rizomas y en otros tallos modificados, así como por su fragmentación en partes (Radosevich *et al.*, 1996).

Factores que afectan la persistencia de las arvenses en los campos cultivados

La persistencia de las arvenses en los campos agrícolas es afectada por factores climáticos, edáficos y bióticos.

Factores climáticos. Los más importantes en este grupo son la radiación solar, la temperatura, el agua y el viento. La intensidad, calidad y duración de la radiación solar afectan el crecimiento, reproducción y distribución de las arvenses (Akobundu, 1987).

Usualmente las especies pioneras en una sucesión vegetal son menos tolerantes a la sombra que las especies que corresponden a la etapa clímax; en esos casos la sombra induce cambios en el peso seco y en la morfología de la planta (Macdicken *et al.*, 1997).

Factores edáficos. Entre los más importantes se encuentran el agua, la aireación, el pH, la temperatura y la fertilidad del suelo. La importancia de este factor se encuentra en que es el reservorio de las semillas y propágulos de arvenses.

Factores bióticos. En ellos están comprendidos los efectos de las plantas y animales sobre la persistencia de semillas; por ejemplo, hay insectos que afectan la persistencia de semillas al consumirlas como alimento (Nisensohn *et al.*, 1999). Así mismo, en los últimos años se han intensificado los estudios sobre el efecto de patógenos como biocontroladores de arvenses (Charudattan y Dinooor, 2000). Uno de los factores que también se encuentra en este grupo es la interferencia que se presenta entre plantas, especialmente la de carácter químico, y que se conoce como alelopatía.

Alelopatía o interferencia química

La alelopatía es un mecanismo de interferencia química entre dos seres vivos que, en el ámbito de las especies vegetales, se verifica mediante la supresión de la germinación y el crecimiento de una especie frente a otra, a través de la liberación de sustancias químicas inhibitorias (Whittaker & Feeny, 1971; Liebman & Ohno, 1998). Este efecto, denominado alelopático, generalmente complementa el efecto de competencia que las arvenses ejercen sobre los cultivos.

Especies con potencial alelopático

Muchos estudios han explorado el potencial alelopático de especies de plantas de diferentes familias, muchos de ellos enfocados a la búsqueda de compuestos químicos con actividad herbicida, así como a los efectos de cultivos sobre arvenses, sobre otros cultivos y sobre sí mismos, y de los efectos de arvenses sobre otras arvenses (Stachon & Zimdahl, 1980; Tominaga & Watanabe, 1997). Con respecto al efecto alelopático de extractos vegetales, Duke *et al.* (2002) efectuaron una excelente revisión de compuestos químicos naturales para el control de arvenses.

Clases de compuestos identificados como agentes alelopáticos

Muchos compuestos que tienen efectos sobre procesos fisiológicos de las plantas, dependiendo de su concentración o de las formas en que se utilicen, resultan perjudiciales para otras especies o para la misma que los produce; es el caso del etileno, que ha sido utilizado como hormona para favorecer algunas especies vegetales y que Evanari (1949) referencia como agente alelopático. La naturaleza química de los compuestos alelopáticos es variable y diversa; a continuación se referencian los tipos de compuestos más estudiados.

Gases tóxicos. Este tipo de compuestos se encuentra referenciado por Evanari (1949), y entre ellos está el etileno; además, en especies de los géneros Brassica y Sinapsis (Cruciferae) se han identificado compuestos alelopáticos como el allyl isotiocianato y el β -fenetil isotiocianato (Choesin & Boerner, 1991).

Ácidos orgánicos y aldehídos. Los ácidos alifáticos, algunos de los cuales forman parte del ciclo de Krebs, son inhibidores de la germinación y su efecto se puede separar del causado por el pH bajo de una solución (Evanari, 1949). Por otra parte, se ha encontrado que los ácidos alifáticos de bajo peso molecular se forman en la descomposición anaeróbica de residuos de plantas en el suelo (Lynch, 1980).

Lactonas simples no saturadas. Son estudiadas por Evanari (1949), y entre ellas se encuentra el ácido parasorbico encontrado en *Sorbus aucuparia* L.

Cumarinas. Pertenecen al grupo de las lactonas del ácido o-hidroxicinámico con cadenas de isoprenoides, cumarinas, esculina y psoralen; son potentes inhibidores de la germinación (Rice, 1984). Los inhibidores de este grupo comúnmente son producidos por granos de leguminosas y cereales (Putnam, 1985).

Quinonas. Algunos compuestos de este grupo se han examinado para su actividad herbicida, y otros tienen comprobados efectos adversos sobre las plantas (Putnam, 1985).

Flavonoides. Rice (1984) aisló flavonoides de asociaciones de vegetación climax que resultaron ser fuertes inhibidores de bacterias nitrificantes y de la germinación de semillas.

Taninos. En este grupo están incluidos los taninos hidrolizables y los condensados. Los primeros están implicados en la inhibición de la germinación (Rice, 1984). Muchos residuos de plantas (sobre todo de especies leñosas) contienen taninos hidrolizables (Rice & Pancholy, 1973), algunos de los cuales inhiben la nitrificación, y un producto sintético derivado de ellos, la nitrapirina, es comercializado con ese propósito (Putnam, 1985).

Alcaloides. Evanari (1949) precisó que los alcaloides son potentes inhibidores de la germinación; se han extraído de semillas de tabaco, café y cacao. El picloram es uno de los herbicidas sintéticos reportado como más activo en el mercado por Putnam (1985), un derivado clorinado del ácido picolínico, un alcaloide microbial.

Terpenoides y esteroides. Los monoterpenos son de los aceites esenciales más comunes en plantas y el grupo más grande de inhibidores de crecimiento y germinación ha sido identificado en este grupo (Putnam, 1985).

Fuentes de químicos alelopáticos, métodos de extracción, bioensayo e identificación

En su mayoría, los compuestos alelopáticos han sido obtenidos de especies vegetales, aunque recientemente se ha estado explorando el potencial de los microorganismos del suelo. Por su parte, los avances en las técnicas analíticas, bioquímicas y de otra índole, los métodos de extracción e identificación e incluso de bioensayos han sufrido modificaciones a través de la historia. A continuación se resumen los aspectos relacionados con este tema:

Volatilización. Muller (1965) demostró la toxicidad de vapores de terpenos liberados de hojas de Salvia en el crecimiento de plántulas, él y sus colegas encontraron también una ruta para explicar cómo los vapores llegan a las plantas y las afectan.

Extracción o lavado de tejidos. Desde Tukey (1966) se reportan trabajos sobre lixiviados obtenidos a partir de hojas, aunque él anota que otras partes de las plantas son susceptibles al lavado. Este es uno de los métodos más comunes utilizado en tejidos de tallos y raíces de las plantas de las que se sospecha tienen potencial alelopático; en tal caso, lo principal es mantener la estabilidad de las sustancias extraídas (Liebman & Ohno, 1998).

Exhudados de raíces. Cheng (1992) propuso una metodología para el estudio de los aleloquímicos en el suelo, integrando todos los procesos involucrados desde la producción del compuesto hasta su llegada a la planta de interés.

Descomposición de residuos de plantas.

Cuando las plantas han muerto o los cultivos han sido cosechados, algunas partes pueden liberar químicos por lavados al ser sometidos a descomposición. Estudios de Putnam y DeFrank (1983) mostraron la efectividad de residuos para reducir la germinación y el crecimiento de especies de arvenses. Más recientemente, Jones *et al.* (2001a) se refieren al uso de extractos provenientes de residuos de cultivos para el mismo fin.

Separación y caracterización de aleloquímicos. Muchos investigadores utilizan métodos físicos o químicos para aislar compuestos (Liebman & Ohno, 1998).

Duke *et al.* (2002) exponen brevemente las técnicas modernas empleadas para el aislamiento de compuestos aleloquímicos y el descubrimiento de su estructura; entre tales técnicas se encuentra la Cromatografía Líquida de Alta Resolución (HPLC por sus siglas en inglés) y otras relacionadas.

Modos de acción de los inhibidores

El estudio del modo o mecanismo de acción de los productos químicos alelopáticos y sintéticos ha producido grandes descubrimientos para los investigadores, puesto que los modos de acción de dichos compuestos químicos están relacionados; por ejemplo, en el caso de uno de los grupos importantes de herbicidas, las acetanilidas, los distintos compuestos tienen acción directa sobre la síntesis de proteínas en las especies susceptibles (Putnam, 1985). Sin embargo, en el caso de los químicos alelopáticos, la diferencia entre los efectos primarios y secundarios ha sido difícil de establecer, y si bien en ambientes aislados pueden aclararse ciertos tópicos, casi siempre queda sin resolver el hecho de si la sustancia con el efecto verificado se encuentra en el medio natural en las concentraciones necesarias para que se registre el mismo efecto (Putnam, 1985). En el mismo sentido, Liebman y Ohno (1998) indican que el efecto inhibitorio de los químicos alelopáticos sobre la germinación y el crecimiento sólo resume el resultado del efecto sobre muchos procesos individuales.

Según Rizvi *et al.* (1992), hay dos modos de acción de compuestos alelopáticos: indirecto y directo.

a) Indirecto

Incluye los efectos ocasionados por la alteración de propiedades del suelo, del estado nutricional y de la actividad de poblaciones de organismos benéficos.

Efectos en la toma de nutrientes. Hay una evidencia considerable, según Putnam (1985), sobre el efecto de compuestos alelopáticos en la toma de iones como el K por parte de las plantas.

Efectos sobre otras poblaciones. El efecto sobre la actividad de una población benéfica o perjudicial, como microorganismos, insectos o nematodos, ha sido poco estudiado; sin embargo, hay algunos reportes como el de Rodríguez (1999) en el que se estudiaron extractos vegetales sobre poblaciones de *Fusarium oxysporum*. Alborn *et al.* (1992), por su parte, evaluaron el papel de los aleloquímicos en la selección bioquímica de variedades de sorgo resistentes a *Atherigona soccata* y Chilo partellus.

b) Directo

Comprende los efectos sobre varios procesos del crecimiento y el metabolismo de las plantas. Lovett y Ryuntyu (1992) los clasifican en primarios y secundarios.

Efectos primarios, involucran procesos metabólicos como los siguientes:

- **Inhibición de la división celular.** La disminución de la actividad mitótica de las raíces de plantas ha sido reportada por Gianfrancisco *et al.* (1998), con un extracto clorofórmico obtenido de *Raphanus sativus*.
- **Inhibición de la fotosíntesis.** En lo relacionado con la apertura de estomas y la síntesis de pigmentos clorofílicos, entre otros (Rizvi *et al.*, 1992).
- **Efectos en la respiración.** Rice (1984) verificó el efecto de la juglona sobre la fosforilación oxidativa e indicó que los aleloquímicos pueden estimular o inhibir la respiración, proceso esencial de producción de energía metabólica. En el caso de la estimulación, la secuencia de la fosforilación oxidativa puede ser desacoplada, resultando en una ausencia en la fosforilación del ATP. Muchos compuestos aislados del suelo han mostrado su poder inhibitorio sobre la respiración de las raíces de las plantas (Putnam, 1985).

- **Efectos sobre la síntesis de proteínas.** Para monitorear este tipo de efectos de los aleloquímicos, se han utilizado azúcares y aminoácidos marcados con ¹⁴C (Zweig *et al.*, 1972).

- **Cambios en la permeabilidad de las membranas.** Harper y Balke (1981) descubrieron compuestos fenólicos que aumentaron el flujo de K⁺ de los tejidos de las raíces; el sitio de acción inicial es el plasmalema; a bajo pH, este y el tonoplasto causan pérdidas masivas de K⁺.

- **Inhibición de la actividad de enzimas.** Una gran variedad de enzimas es inhibida por la presencia de aleloquímicos. Rice (1984) reportó varios taninos que inhiben la actividad de peroxidasas, catalasa, celulasa, poligalacturonasa, amilasa y otra variedad de enzimas. Romagni *et al.* (2000) también reportaron la inhibición en la asparagina sintetasa por parte de compuestos presentes en aceites esenciales vegetales.

Efectos Secundarios, incluyen los siguientes procesos:

- **Interferencia con la germinación.** Lehle y Putnam (1983) y Lynch (1980) estudiaron la inhibición de la germinación en semillas. Putnam (1985) identificó un mecanismo por el cual se cree que las plantas enfrentan las enfermedades mediante la producción de inhibidores que evitan la acción de las enzimas exudadas por el organismo causal; también reporta la presencia de inhibidores de la germinación en frutos y semillas que incluyen compuestos fenólicos, flavonoides o sus glucósidos, así como taninos. Naqvi y Muller (1975), en ensayos realizados bajo invernadero y en campo con *Lolium multiflorum*, observaron que ésta suprimió la germinación y el crecimiento de muchas especies cercanas.

- **Interferencia con el crecimiento.** Gianfrancisco *et al.* (1998) encontraron que el extracto obtenido de *Raphanus sativus* afecta el crecimiento de plántulas de achicoria (*Cichorium intybus* L.). Lixiviados del suelo y de residuos descompuestos de *Lolium multiflorum*, logrados con lluvia artificial, resultaron tóxicos para el crecimiento de plántulas de avena, *Bromus sp.*, lechuga

(*Lactuca sativa*) y alfalfa (*Medicago sativa*) (Naqvi & Muller, 1975).

Manejo integrado de arvenses y aleopatía

La mayoría de estudios conducidos en esta área ha estado enfocada a sistemas agrícolas específicos, como las rotaciones, períodos de descanso y otras propuestas dentro de programas de sostenibilidad de la producción agrícola en regiones tropicales y templadas del planeta. Así, por ejemplo, los compuestos químicos que poseen algunas especies vegetales utilizadas en los sistemas de barbecho, pueden inhibir la germinación de semillas de arvenses o reducir su vigor; dichos aleloquímicos pueden provenir de la exudación por raíces, de la lixiviación de residuos vegetales o bien pueden ser el resultado de la descomposición de los mismos (Gallagher *et al.*, 1999). También los extractos de numerosas especies de plantas son tóxicos para el crecimiento y germinación de plantas (Putnam, 1985).

Putnam y DeFrank (1983) encontraron excelente supresión de arvenses con residuos de cebada, los cuales se compararon con unos provenientes de madera que resultaron químicamente inertes; además, demostraron que hay efectos diferentes a la interferencia física causada por los residuos de cebada.

Para Liebman y Ohno (1998), se han dedicado muchos esfuerzos al estudio del efecto supresivo de especies no leguminosas, pero poco a las leguminosas, aunque muchas de estas son empleadas en los sistemas de rotación de cultivos a pesar de que se desconoce su potencial alelopático. Los resultados de un estudio realizado por Dyck y Liebman (1994) con residuos de *Trifolium incarnatum* y fertilización nitrogenada, mostraron una supresión alelopática selectiva de los residuos de la leguminosa sobre la arvense *Chenopodium album*, y se verificó que el efecto no se debió a la baja disponibilidad del nitrógeno. Jones *et al.* (2001b) exploraron el potencial de algunos cultivos para controlar arvenses, con el propósito de incorporarlos dentro de programas de rotaciones.

Limitaciones en los estudios alelopáticos y perspectivas

Una de las formas más sencillas de examinar las propiedades alelopáticas de una especie es mediante bioensayos, en los que se cuantifica la germinación y/o emergencia de plántulas, y se mide la radícula y/o hipocótilo. Pocos estudios incluyen microscopía para dilucidar los posibles efectos primarios ocasionados por dichos compuestos (Lovett & Ryuntyu, 1992). Así, estudios futuros deberían incluir aspectos bioquímicos y citológicos.

Una de las ventajas más importantes de los compuestos aleloquímicos en el desarrollo de pesticidas naturales es que son fácilmente biodegradables y muchos de ellos son seguros y limpios desde el punto de vista ambiental (Rizvi *et al.*, 1992).

Weidenhamer (1996) propuso dos áreas claves para proveer evidencia sobre la interferencia química de una especie: i) distinguir la aleopatía de la competencia por recursos u otros mecanismos de interferencia en los estudios de crecimiento de plantas; ii) desarrollar nuevas técnicas analíticas que permitan dar un soporte a datos sobre concentraciones y disponibilidad de los aleloquímicos en el suelo, tal como se procede para los productos sintéticos.

Para Duke *et al.* (2002), hay muchos productos naturales cuya obtención resulta muy costosa como para que sean considerados seriamente como fuente de herbicidas, por la complejidad de su estructura o por las pocas cantidades presentes en los tejidos de la planta de interés, entre otros factores. En el mismo sentido, afirman que hay muchos productos naturales que son tóxicos tanto para vegetales como para animales, lo que impide desde el principio su desarrollo posterior.

BIBLIOGRAFÍA

- Akobundu, O. (1987). *Weed Science in the tropics: Principles and Practices*. John Wiley & Sons INC. Londres. 522 p.
- Alborn, H.; Stenhagen, G. & Leuschner, K. (1992). Biochemical selection of sorghum crop varieties resistant to sorghum shoot fly (*Atherigona soccata*) and stem borer (*Chilo partellus*): Role of allelochemicals. En: Rizvi, S. J. H. & Rizvi, V. (eds.). *Allelopathy: Basic and applied aspects*. CHAPMAN & HALL, Londres. p. 21-29.
- Charudattan, R. & Dinooor, A. (2000). Biological control of weeds using plant pathogens: Accomplishments and limitations. *Crop Protection*, 19: 691-695.
- Cheng, H. H. (1992). A conceptual framework for assessing allelochemicals in the soil environment. En: Rizvi, S. J. H. y Rizvi, V. (eds.). *Allelopathy: Basic and applied aspects*. CHAPMAN & HALL, Londres. p. 21-29.
- Choesin, D. N. & Boerner, R. E. J. (1991). Allyl isothiocyanate release and the allelopathic potential of *Brassica napus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 78(8): 1083-1090.
- Duke, S. O.; Dayan, F. E.; Rimando, A. M.; Schrader, K. K.; Aliotta, G.; Oliva, A. & Romagni, J. G. (2002). Chemicals from nature for weed management. *Weed Science*, 50: 138-151
- Dyck, E. & Liebman, M. (1994). Soil fertility management as a factor in weed control: the effect of crimson clover residue, synthetic nitrogen fertilizer, and their interaction on emergence and early growth of lambsquarters and sweet corn. *Plant and Soil*, 167: 227-237.
- Evanari, M. (1949). Germination inhibitors. *Botanical Review*, 15: 153.
- Gallagher, R. S. ; Fernandes, E. C. M. & McCallie, E. L. (1999). Weed management through short-term improved fallows in tropical agroecosystems. *Agroforestry Systems*, 47: 197-221.
- Gianfrancisco, S.; Pastoriza, A. & Riscalá, E. (1998) Efecto alelopático de un extracto clorofórmico de *Raphanus sativus* L. sobre la germinación y el crecimiento de plántulas de achicoria. *Revista Facultad de Agronomía (LUZ)*, 15: 414-421.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, New York. 1100 p.
- Harper, J. R. & Balke, N. E. (1981). Characterization of the inhibition of K⁺ absorption in oat roots by salicylic acid. *Plant Physiology*, 68: 1349.
- Jones, E.; Jessop, R. S.; Sindel, B. M. & Hoult, A. (2001a). *Utilising crop residues to control weeds*. Investigation Report. CRC for Weed Management. University of New England. Armidale. 4 p.
- Jones, E.; Jessop, R. S. & Sindel, B. M. (2001b). *The potential of summer crops to affect weed growth*. Proceedings of the 10th Australian Agronomy Conference, Hobart. 3p.
- Lehle, F. R. & Putnam, A. R. (1983). Allelopathic potential of sorghum (*Sorghum bicolor*) isolation of seed germination inhibitors. *Journal of Chemical Ecology*, 9: 1223.
- Liebman, M. & Ohno, T. (1998). Crop rotation and legume residue effects on weed emergence and growth: Applications for weed management. En: Hatfield, J. L.; Buhler, D. O. & Stewart, B. A. (eds.). *Integrated Weed and Soil Management*. ANN ARBOR Press, Michigan. p. 181-221.

- Lovett, J. & Ryuntyu, M. (1992). Allelopathy: Broadening the context. En: Rizvi, S. J. H. y Rizvi, V. (eds.) *Allelopathy: Basic and applied aspects*. CHAPMAN & HALL, Londres. p. 11-19.
- Lynch, J. M. (1980). Effects of organic acids on the germination of seeds and growth of seedlings. *Plant, Cell and Environment*, 3: 255.
- Macdiken, K. G.; Hairiah, K.; Otsamo, A.; Duguma, B. & Majid, N. M. (1997). Shade based control of *Imperata cylindrica*: Tree fallows and cover crops. *Agroforestry Systems*, 36: 131-149.
- Muller, C. H. (1965). Inhibitory terpenes volatilized from *Salvia* shrubs. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 92: 38-45.
- Naqvi, H. H. & Muller, C. H. (1975). Biochemical inhibition (allelopathy) exhibited by Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* L.). *Pakistan Journal of Botany*, 7: 139.
- Nisensohn, L.; Faccini, D.; Montero, G. & Lietti, M. (1999). Predación de semillas de *Amaranthus quitensis* H. B. K. en un cultivo de soja: Influencia del sistema de siembra. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 34(3): 377-384.
- Purvis, C. E.; Jessop, R. S. & Lovett, J. V. (1986). Selective regulation of germination and growth of annual weeds by crop residues. *Weed Research*, 25: 415-421.
- Putnam, A. R. (1985). Weed allelopathy. En: Duke, S. O. (ed.) *Weed physiology*. Vol I. Reproduction and Ecophysiology. CRC Press, Boca Raton, FL. p. 131-155.
- Putnam, A. R. & DeFrank. (1983). Use of phytotoxic plant residues for selective weed control. *Crop Protection*, 2: 173.
- Putnam, A. R. & Duke, W. B. (1978). Allelopathy in agroecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, 16: 431.
- Putnam, A. R. & Duke, W. B. (1974). Biological suppression of weeds: Evidence for allelopathy in accessions of cucumber. *Science*, 185: 370.
- Radosevich, S.; Holt, J. S. & Ghersa, C. (1996). *Weed ecology: Implications for management*. 2 ed. John Wiley & Sons INC. Nueva York. 265 p.
- Rice, E. L. (1984). *Allelopathy*. 2 ed. Academic Press. Nueva York. p. 422 .
- Rice, E. & Panchoy. (1973). Inhibition of nitrification by climax ecosystems. *American Journal of Botany*, 60: 691.
- Rizvi, S. J. H.; Haque, H.; Singh, V. K. & Rizvi, V. (1992). A discipline called allelopathy. En: Rizvi, S. J. H. & Rizvi, V. (eds.) *Allelopathy: Basic and applied aspects*. CHAPMAN & HALL, Londres. p. 1-10
- Rodríguez, H. R. (1999). Actividad de extractos vegetales sobre el crecimiento *in vitro* de *Fusarium oxysporum* f. sp. *Dianthi* (Prill et Del), *Alternaria solani* (Ell & Martin) y *Rhizoctonia solani* (Kuhn). Tesis Ing. Agrónomo, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía, Sede Bogotá.
- Romagni, J. G.; Duke, S. O. & Dayan, F. E. (2000). Inhibition of plant asparagine synthetase by monoterpene cineole. *Plant Physiology*, 123: 725-732.
- Sánchez, L. A. & Hernández, C. M. (1999). *Detección de residuos de atrazina en suelos y aguas usando técnicas de bioensayo*. Tesis Ing. Agrónomo, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía, Sede Bogotá.

Alelopatía: un nuevo reto en la ciencia de las Arvenses en el trópico

- Stachon, W. J. & Zimdahl, R. L. (1980). Allelopathic activity of Canada thistle (*Cirsium arvense*) in Colorado. *Weed Science*, 28(1): 83-86.
- Tang, C. S. & Young, C. C. (1982). Collection and identification of allelopathic compounds from the undisturbed root system of bigalta limpograss (*Hemarthria altissima*). *Plant Physiology*, 69: 155-160.
- Tominaga, T. & Watanabe, O. (1997). Weed growth supression by cogongrass (*Imperata cylindrica*) leaves. *Journal of Weed Science and Technology*, 42(3): 289-293.
- Tukey, H. B. Jr. (1966). Leaching of metabolites from above ground plant part and its implications. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 93: 385-401.
- Weidenhamer, J. D. (1996). Distinguishing resource competition and chemical interference: Overcoming the methodological impasse. *Agronomy Journal*, 88: 866-875.
- Whittaker, R. H. & Feeny, P. P. (1971). Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science*, 171: 757-770.
- Zweig, G.; Carrol, J.; Tamas, I. & Sikka, H.C. (1972). Studies on effects of certain quinones. II. Photosynthetic incorporation of $^{14}\text{CO}_2$ by *Chlorella*. *Plant Physiology*, 49: 385.