



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

JOSÉ WEVERTON ALMEIDA BEZERRA

**EFEITO ALELOPÁTICO DE *Mesosphaerum suaveolens* (L.) KUNTZE
(LAMIACEAE) EM ESPÉCIES DE CACTACEAE**

RECIFE

2020

JOSÉ WEVERTON ALMEIDA BEZERRA

**EFEITO ALELOPÁTICO DE *Mesosphaerum suaveolens* (L.) KUNTZE
(LAMIACEAE) EM ESPÉCIES DE CACTACEAE**

Dissertação apresentada ao programa de pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia e Conservação.
Linha de pesquisa: Botânica Aplicada e Etnobotânica

Orientador: Prof. Dr. Antonio Fernando Moraes de Oliveira

Coorientador: Prof. Dr. Marcos Vinicius Meiado

RECIFE

2020

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso
(CRB4 1728)

Bezerra, José Weverton Almeida

Efeito alelopático de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae) em espécies de cactaceae / José Weverton Almeida Bezerra. – 2020.

103 f.: il., fig., tab.

Orientador: Antonio Fernando Moraes de Oliveira

Coorientador: Marcos Vinicius Meiado

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2020.

Inclui referências e anexo.

1. *Mesosphaerum suaveolens* 2. Alelopatia 3. Autotoxicidade I. Oliveira, Antonio Fernando Moraes de (orient.) II. Meiado, Marcos Vinicius (coorient.) III. Título.

581

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2020-084

JOSÉ WEVERTON ALMEIDA BEZERRA

**EFEITO ALELOPÁTICO DE *Mesosphaerum suaveolens* (L.) KUNTZE (LAMIACEAE)
EM ESPÉCIES DE CACTACEAE**

Dissertação apresentada ao programa de pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em: 19/02/2020

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Antonio Fernando Morais de Oliveira - (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr^a. Luciana Silva Cordeiro – (Examinadora Externa)
Universidade Regional do Cariri

Prof^a. Dr^a. Mariana Oliveira Barbosa (Examinadora Externa)
Secretaria de Educação de Pernambuco

Dedico este trabalho de dissertação ao Sr. Luiz
Inácio Lula da Silva, pela valorização à Ciência
e Tecnologia no Brasil.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, lugar onde a realização do meu sonho foi possível.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq, pela concessão da bolsa e auxílio financeiro o que possibilitou a realização dessa pesquisa.

Ao meu orientador Professor Dr. Antonio Fernando Moraes de Oliveira, pela orientação do estudo. Pessoa de grande coração, humilde e que encanta seus alunos com todo o seu conhecimento e humor. Obrigado por ter tornado a jornada árdua de uma pós-graduação uma caminhada mais leve.

Ao meu co-orientador Professor Dr. Marcos Vinicius Meiado, pela orientação e amizade. Impossível definir em poucas linhas o que este ser foi para mim nesses últimos dois anos, um pai científico, um amigo, um orientador. Por mais que eu coloque na balança, não consigo afirmar se aprendi mais a ser um pesquisador melhor ou a ser uma pessoa melhor, acredito que as duas coisas em peso.

À banca examinadora da defesa pela contribuição no trabalho.

À professora Dra. Maria Arlene Pessoa da Silva pela disponibilização do espaço do Laboratório de Botânica Aplicada – LBA da Universidade Regional do Cariri – URCA, para a realização dos ensaios de alelopatia.

Ao Herbário Caririense Dárdano de Andrade-Lima – HCDAL da Universidade Regional do Cariri – URCA, pelo depósito das exsiccatas.

Ao Instituto Agrônomo de Pernambuco – IPA, em nome de Zeilton Ernesto Ferraz, pelo auxílio das análises do solo.

À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Embrapa, em nome do Dr. Paulo Riceli Vasconcelos Ribeiro e Dr. Edy Sousa de Brito pelo suporte e auxílio nas análises fitoquímicas.

Ao Laboratório de Pesquisa em Produtos Naturais – LPPN da Universidade Regional do Cariri – URCA, em nome do professor Dr. José Galberto Martins da Costa, pelo espaço cedido para a preparação dos extratos.

À Alexandra Elbakyan, criadora do Sci-Hub, por ter auxiliado milhões de pesquisadores no acesso aos artigos. O conhecimento não deve ser restrito.

À Secretaria do PPGBV por toda a atenção e auxílio prestados aos discentes do Programa.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Aplicada e Fitoquímica – LEAF da UFPE, pelo companheirismo e boas risadas durante o mestrado.

À minha família, em especial ao meu pai, Valmir Angélico e minha Mãe Maria Vilauba pelo suporte na realização dessa pesquisa, desde a coleta das folhas, até às escavações. Obrigado por terem sido minha base.

In memoriam às pessoas que fizeram parte da minha vida e que de alguma forma contribuíram com a minha caminhada: Maria Raquel, ‘Vó’ Chiquinha, Tia Izabel, Tio Adão.

Ao ex-presidente Exmo. Lula da Silva e à ex-presidenta Exma. Dilma Rousseff, que investiram na educação superior deste país.

À Felicidade Caroline, minha amiga, irmã e companheira. Essa Pós-graduação só teve sentido por que tive seus ombros para poder me apoiar nos momentos difíceis. Minha pós seria um inferno se você não estivesse nela. Amo você.

À Viviane Bezerra, sem você definitivamente eu não chegaria onde estou, todos os ensaios realizados tiveram sua ajuda. Obrigado por ter sido esse anjo incrível que a vida me deu, por todas as risadas e choros compartilhados.

A Rafael Cruz, minha alma gêmea, que foi meu suporte durante esses dois anos, que recolheu meus cacos quando eu não aguentava mais.

À turma 2018 do PPGBV pelos desafios enfrentados juntos.

E a todos que contribuíram com a elaboração deste trabalho.

RESUMO

Mesosphaerum suaveolens é uma herbácea de ampla propagação que possui aleloquímicos em sua composição podendo alterar a diversidade de outras espécies vegetais em áreas circunvizinhas. É possível notar que, em áreas onde ocorrem populações de *M. suaveolens*, há um baixo número ou até mesmo ausência de plântulas de outras espécies, dentre elas cactos, tais como *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* e *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*. Assim, é levantada a hipótese que a espécie herbácea libera aleloquímicos por meio da decomposição de suas folhas. Desta forma, este trabalho objetivou avaliar como a decomposição das folhas de *M. suaveolens* pode afetar a germinação e o desenvolvimento de espécies de cactos colunares nativos da Caatinga, bem como avaliar a autotoxicidade da espécie. Para alcançar tais objetivos, folhas de *M. suaveolens* ao final da sua senescência foram coletadas misturadas com solo de Caatinga obtendo diversas concentrações (3,3 – 23,3 g de folhas por Kg de solo) e submetidas à decomposição durante 120 dias. Posteriormente este solo foi utilizado para os testes alelopáticos de germinação de sementes dos dois cactos citados e de *M. suaveolens*. Quanto às avaliações de crescimento, foram analisados os efeitos do conteúdo de clorofila e carotenoides de cactos, bem como no comprimento e peso seco das plantas. Por fim foi avaliados por UPLC-MS-ESI-QTOF, quais os constituintes químicos que *M. suaveolens* liberou e incorporou ao solo. Foi possível observar que as folhas de *M. suaveolens* liberaram terpenos no solo, tais como rosmaridifenol, ácido ursólico e carnosol. Quanto ao crescimento, a decomposição das folhas afetou principalmente o crescimento de *C. jamacaru*, pois diminuiu o crescimento dos seus cladódios de $3,02 \pm 0,23$ cm (grupo controle) para $1,92 \pm 0,21$ cm na concentração de 13,3 g/Kg. Esta mesma concentração afetou significativamente o peso seco dos cladódios e raízes do cacto, para o órgão aéreo, houve uma diminuição de $41,22 \pm 8,52$ mg (controle) para $17,76 \pm 4,9$ mg. O comprimento dos cladódios de *P. gounellei* demonstram que as folhas não são capazes de afetar o seu crescimento, mas podem afetar a sua biomassa negativamente, destacando-se as raízes, pois no grupo controle apresentavam $5,75 \pm 2,98$ mg e no tratamento de 23,3 g/Kg reduziram sua massa para $1,55 \pm 0,37$ mg. Quanto ao conteúdo de pigmentos fotossintéticos, a espécie doadora foi responsável por diminuir a quantidade de substâncias fotossintetizantes dos cactos. Por fim, a espécie mostrou que apresenta autotoxicidade, pois seus metabólitos foram capazes de afetar o seu crescimento. Com isso, este estudo demonstra que a ausência de plantas jovens de Cactaceae em ambientes colonizados por *M. suaveolens* apresenta relação com o efeito alelopático dos constituintes químicos das folhas liberados durante a sua decomposição.

Palavras-chave: Alelopatia. Autotoxicidade. *Hyptis suaveolens*. Caatinga. Sementes.

ABSTRACT

Mesosphaerum suaveolens is a widespread herbaceous that has allelochemicals in its composition and can alter the diversity of other plant species in surrounding areas. It is possible to notice that, in areas where populations of *M. suaveolens* occur, there is a low number or even absence of seedlings of other species, among them cacti, such as *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* and *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*. Thus, the hypothesis is raised that the herbaceous species releases allelochemicals through the decomposition of its leaves. In this way, this work aimed to evaluate how the decomposition of *M. suaveolens* leaves can affect the germination and the development of columnar cactus species native to the Caatinga, as well as to evaluate the species autotoxicity. To achieve these objectives, leaves of *M. suaveolens* at the end of their senescence were collected mixed with Caatinga soil obtaining different concentrations (3.3-23.3 g of leaves per Kg of soil) and subjected to decomposition for 120 days. Subsequently, this soil was used for the allelopathic tests of seed germination of the two cacti mentioned and of *M. suaveolens*. As for growth evaluations, the effects of chlorophyll content and cactus carotenoids were analyzed, as well as on the length and dry weight of the plants. Finally, it was evaluated by UPLC-MS-ESI-QTOF, which chemical constituents that *M. suaveolens* released and incorporated into the soil. It was possible to observe that *M. suaveolens* leaves released terpenes in the soil, such as rosmaridifenol, ursolic acid and carnosol. As for growth, the decomposition of leaves affected mainly the growth of *C. jamacaru*, as it decreased the growth of its cladodes from 3.02 ± 0.23 cm (control group) to 1.92 ± 0.21 cm at a concentration of 13.3 g/kg. This same concentration significantly affected the dry weight of the cladodes and roots of the cactus, for the aerial organ, there was a decrease from 41.22 ± 8.52 mg (control) to 17.76 ± 4.9 mg. The length of the cladodes of *P. gounellei* demonstrate that the leaves are not able to affect their growth, but they can negatively affect their biomass, especially the roots, since in the control group they had 5.75 ± 2.98 mg and in the treatment of 23.3 g/kg reduced their mass to 1.55 ± 0.37 mg. As for the content of photosynthetic pigments, the donor species was responsible for reducing the amount of photosynthetic substances (chlorophyll *a* and *b*) in the cacti. Finally, the species showed that it has autotoxicity, as its metabolites were able to affect its growth. Thus, this study demonstrates that the absence of young Cactaceae plants in environments colonized by *M. suaveolens* is related to the allelopathic effect of the chemical constituents of the leaves released during their decomposition.

Key-words: Allelopathy. Autotoxicity. *Hyptis suaveolens*. Caatinga. Seeds.

“Quando você sabe que as árvores sentem dor, têm memória, vivem com seus familiares, não consegue simplesmente cortá-las e matá-las com máquinas grandes e furiosas.”

Peter Wohlleben

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	14
2 REFERENCIAL TEÓRICO	15
2.1 ALELOPATIA: HISTÓRICO E DEFINIÇÕES	15
2.2 MODO DE AÇÃO DOS ALELOQUÍMICOS.....	17
2.3 NATUREZA QUÍMICA DOS ALELOQUÍMICOS.....	20
2.3.1 Terpenoides	21
2.3.2 Compostos fenólicos	24
2.3.3 Alcaloides.....	28
2.4 <i>Mesosphaerum suaveolens</i> (L.) KUNTZE	29
2.5 FITOQUÍMICA DE <i>Mesosphaerum suaveolens</i>	32
2.6 ETNOBOTÂNICA DE <i>Mesosphaerum suaveolens</i>	46
2.7 ATIVIDADE ALELOPÁTICA DE <i>Mesosphaerum suaveolens</i>	46
2.8 ASPECTOS BOTÂNICOS DE CACTACEAE E SUA IMPORTÂNCIA.....	47
2.8.1 Aspectos botânicos e ecológicos de <i>Cereus jamacaru</i> DC. subsp. <i>jamacaru</i>	50
2.8.2 Aspectos botânicos e ecológicos de <i>Pilosocereus gounellei</i> subsp. <i>gounellei</i>	53
3 AÇÃO ALELOPÁTICA DA DECOMPOSIÇÃO FOLIAR DE <i>MESOSPHAERUM SUAVEOLENS</i> (L.) KUNTZE EM CACTOS COLUNARES ENDÊMICOS DO BRASIL.....	55
REFERÊNCIAS.....	92
ANEXO I – NORMAS “PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY”	105

1 INTRODUÇÃO

Mesosphaerum suaveolens (L.) Kuntze (Lamiaceae) é uma espécie herbácea conhecida no Brasil como “bamburral”, seus indivíduos são de ocorrência espontânea em ambientes naturais e antropizados, de forma que sua presença acarreta em danos à diversidade de outras espécies. A sua proliferação e sucesso em diferentes ambientes pode estar intimamente ligada a ação de seus metabólitos secundários sobre o crescimento de outros vegetais, fenômeno este conhecido como alelopatia.

A interferência de *M. suaveolens* sobre o desenvolvimento de outros vegetais pode estar relacionada ao fato dessa espécie possuir compostos voláteis capazes de inibir ou modular o crescimento vegetal. Esses voláteis, quimicamente, são representados por mono e sesquiterpenos, e, minoritariamente, por compostos fenólicos.

Fisiologicamente, *M. suaveolens* perde todas as suas folhas ao final da maturação de seus frutos. Como consequência, um ambiente com predomínio de *M. suaveolens* ficará saturado com suas folhas, as quais, irão iniciar o seu processo de decomposição. E, durante este processo, metabólitos secundários podem acabar sendo liberados no solo de modo a afetar o crescimento de espécies circunvizinhas.

Dentre os grupos de plantas que *M. suaveolens* pode afetar o desenvolvimento, estão os representantes de Cactaceae. As espécies de Cactaceae são de suma importância para a manutenção de ecossistemas naturais, como a Caatinga, uma floresta tropical sazonalmente seca localizada no Nordeste do Brasil. As espécies desse táxon, por exemplo, fornecem recursos alimentares para a fauna local durante o período de estiagem.

Neste estudo, hipotetizamos que a ação alelopática das folhas de *M. suaveolens* pode ocasionar consequências negativas em um ecossistema como a Caatinga. Desta forma, este trabalho teve como objetivo avaliar a ação alelopática das folhas de *M. suaveolens* em estágio de decomposição sobre a germinação e crescimento de dois cactos colunares nativos do Brasil, bem como avaliar tal efeito em indivíduos da própria espécie. Além disso, o produto da decomposição foliar de *M. suaveolens* foi investigado quimicamente no intuito de investigar quais metabólitos secundários foram liberados no solo durante a decomposição e ocasionar a ação alelopática.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 ALELOPATIA: HISTÓRICO E DEFINIÇÕES

Os primeiros registros de que plantas interferiam no desenvolvimento de outras são datados de 300 a.C e foram relatados por Theophrastus de Eresus. *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 também 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, pois havia o acúmulo de produtos químicos exsudados pelos vegetais (RICE, 2012; WILLIS, 2007).

Ao longo da história da humanidade, várias observações da interferência de vegetais no desenvolvimento de outros indivíduos foram relatados. Entretanto, apenas no início do século XX foi demonstrado cientificamente o efeito de um vegetal sobre o desenvolvimento de outro (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), que definiu como sendo a capacidade de plantas ou microorganismos de produzirem substâncias químicas (aleloquímicos) que quando liberadas no ambiente, influenciam de forma 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). Desta 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, entretanto, esta é relacionada ao uso compartilhado de algum fator necessário para limitar o crescimento, e 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 dos processos que ocorrem simultaneamente ou sequencialmente (FERREIRA; AQUILA, 2000). Conceitualmente, alelopatia pode ser dividida em heterotoxicidade e autotoxicidade. Para o primeiro caso, os indivíduos de uma espécie ocasionam efeito alelopático interespecífico, enquanto que na autotoxicidade o efeito é intraespecífico (RICE, 2012).

Os aleloquímicos, são produtos do metabolismo secundário que interferem positiva e negativamente a germinação e crescimento de outros organismos (RICE, 2012). Esses produtos podem ser encontrados em diversas partes da planta, assim como variar na sua ação alelopática a depender do órgão que os liberam (SODAEIZADEHA et al., 2010). 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, relatavam 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 o compostos químicos como ácidos orgânicos, os açúcares, os aminoácidos, as substâncias pécnicas, 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).

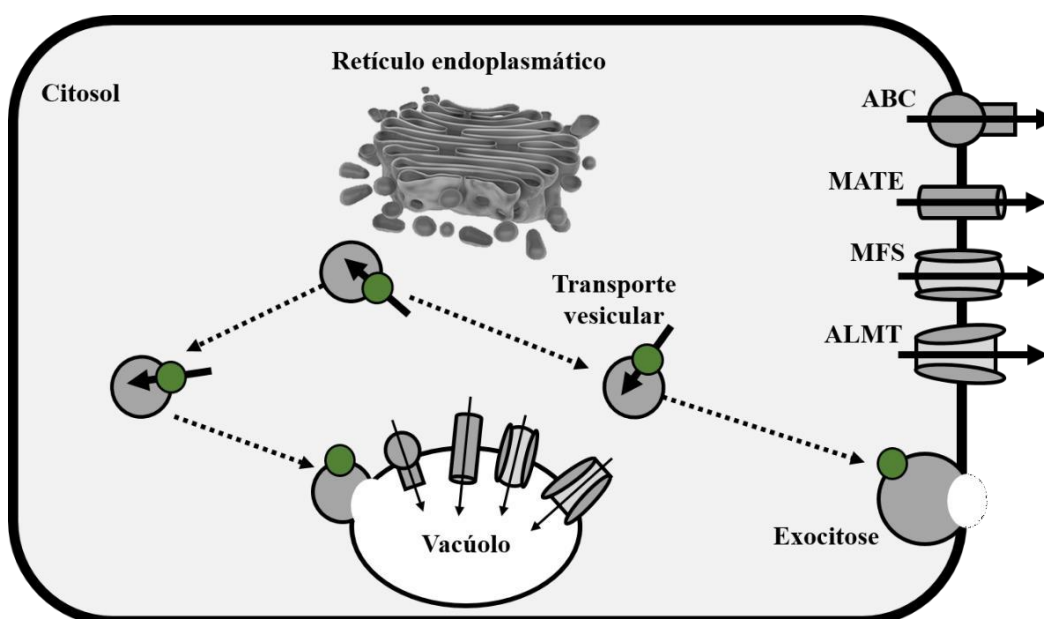
Um outro modo de liberação é a volatilização, neste mecanismo os aleloquímicos são liberados no ambiente quando submetidos a temperaturas mais elevadas como aquelas de ambientes áridos e semi-áridos (AL HARUN et al., 2015; RICE, 2012). Esses compostos voláteis são principalmente terpenos, os quais afetam 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).

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 as substâncias lançadas ao meio, ou devido à microrganismos associados às raízes (RICE, 2012; HUANG et al., 2013; LATIF et al., 2017; GFELLER et al., 2018).

Concernente à decomposição de resíduos vegetais, esta ocorre por meio da lixiviação de substâncias presentes nos resíduos, bem como, por meio do rompimento das paredes

celulares mortas e consequentemente extravasamento do conteúdo. A liberação de aleloquímicos pelas raízes para a rizosfera pode ocorrer por meio de exocitose ou através de proteínas de transporte ligadas à membrana. Estas proteínas incluem as famílias ABC (cassete de ligação ATP), MATE (multidroga e extrusão de compostos tóxicos), a grande superfamília facilitadora (MFS) e a família ALMT (transportador de malato de alumínio) de proteínas de transporte (Figura 1) (WESTON et al. 2012).

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



Vesículas que se desprendem 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. Fonte: Adaptado de WESTON et al. (2012).

2.2 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. Já Charoenying et al. (2010), ao analisarem o efeito alelopático de xanthoxylina um composto fenólico isolado dos frutos de *Zanthoxylum limonella* Alston, constataram que ele tem a capacidade de aumentar a porcentagem de células no estágio de prófase e diminuir a 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, e como efeito há a morte celular por apoptose e necrose (LI et al., 2010). De acordo com Li et al. (2010), para os compostos fenólicos, estes 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. Este processo eventualmente leva à morte do tecido e perda de função específica. Além dos compostos fenólicos, os terpenos voláteis também conseguem alterar a permeabilidade, como o caso dos terpenos voláteis de *Eucalyptus citriodora* Hook. (BENCHAA et al., 2018) e espécies do gênero *Satureja* (TABAN et al., 2013).

Concernente aos efeitos nos hormônios de crescimento, certos compostos secundários apresentam a capacidade de unirem-se aos hormônios de forma a inibi-los. Uma variedade de compostos fenólicos tem ação alelopática negativa no crescimento por ligarem-se ao ácido giberélico (GA) de forma a impedir a ação deste, enquanto outros ligam-se ao ácido abscísico (ABA) estimulando o crescimento (OLIVEIRA Jr et al., 2011). Além disso, os polifenóis tais como o ácido clorogênico, ácido isoclorogênico e 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 CO₂ 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 pode ser 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, esses inibidores competem pelo sítio de ligação da molécula de plastoquinona (PQ) na proteína D1 do PSII. Quanto à ação no conteúdo de clorofila, os aleloquímicos reduzem a clorofila por meio da degradação ou inibição da síntese de Mg-porfirina, em consequência disso há 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, constatou que os produtos liberados durante a decomposição são capazes de afetar o conteúdo de clorofila das folhas.

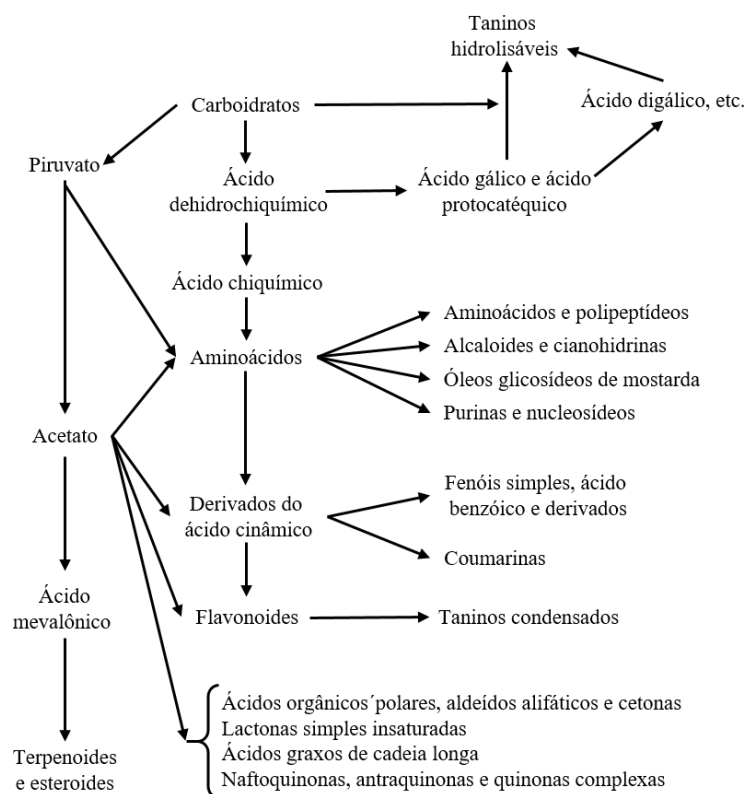
Em outro nível, os compostos fitotóxicos podem atuar nos vegetais aumentando a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs). Estas ocorrem naturalmente em algumas organelas tais como cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos, bem como em enzimas que catalisam reações de oxirredução a exemplo da NADPH em consequência dos processos respiratórios e fotossintéticos (COELHO et al., 2017). Contudo, no momento que os aleloquímicos indutores de estresse oxidativo estão atuando, a alta produção das EROs podem 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, consequentemente, 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 nucléicos. 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).

2.3 NATUREZA QUÍMICA DOS ALELOQUÍMICOS

Os aleloquímicos são produtos celulares e provavelmente sintetizados a partir da rota do acetado – mevanolato 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 quininas 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.

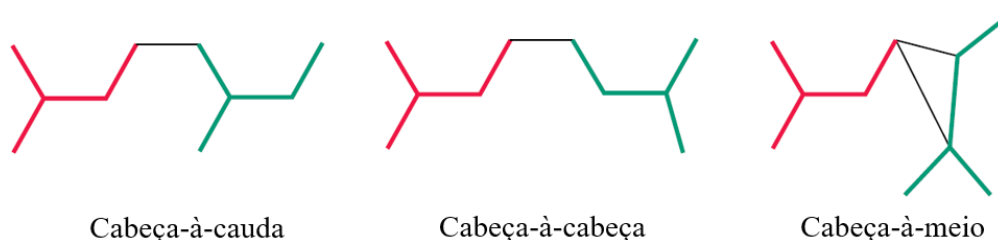


Fonte: RICE, 2012.

2.3.1 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 1.3). Baseados nesta classificação os terpenos podem ser enquadrados como hemiterpenos (uma unidade de isopreno), monoterpenos (duas unidades), sesquiterpenos (três unidades), diterpeno (quatro unidades), triterpenos (seis unidades), tetraterpenos (oito unidades) e politerpenos (com mais de oito unidades de C_5) (GONZALEZ-BURGOS; GOMEZ-SERRANILLOS, 2012).

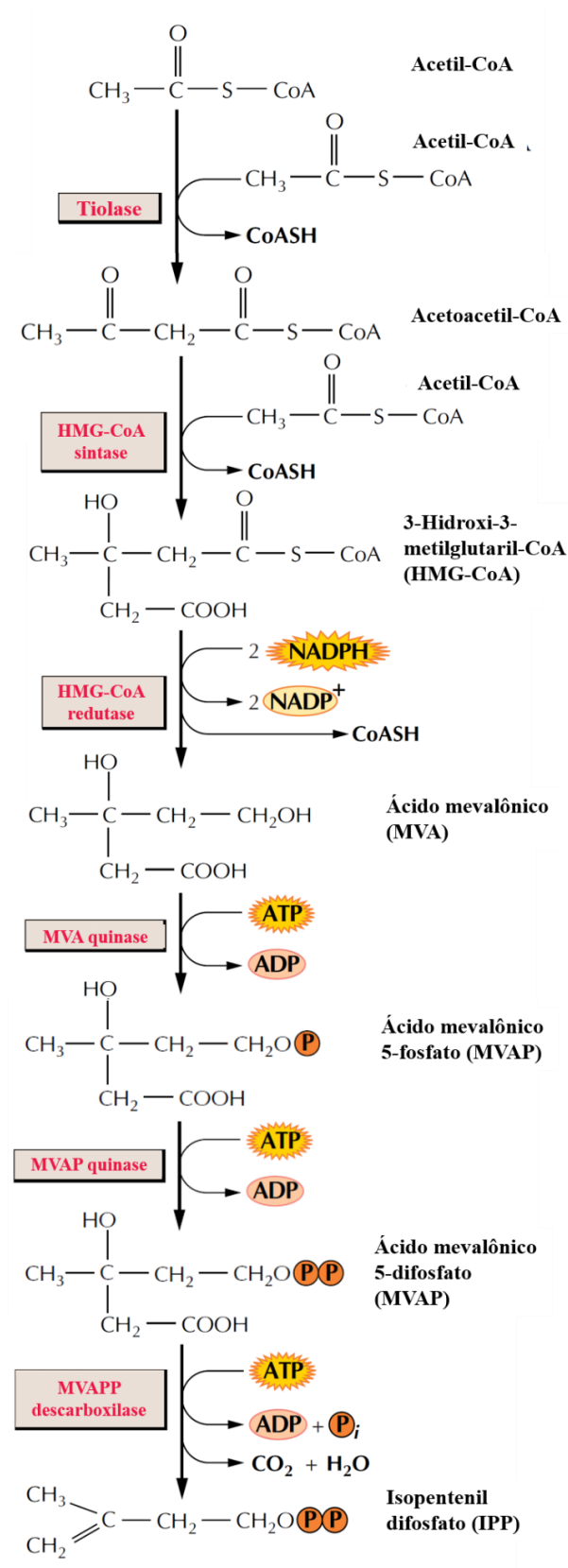
Figura 3: Formas de união do isopreno (C_5).



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 monoterpeno piretrina I resulta de uma fusão cabeça-médio de duas unidades 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). Esta, 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 formam 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 terpenóides.



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, nesta 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-desóxi-D-xilulose-5-fosfato. Este, por sua vez, é rearranjado pela 1-desoxi-D-xilulose 5-fosfato redutoisomerase (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 à perda de citidil 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-enzofre, 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 terpenóides seguem mais três etapas básicas sendo elas adições repetitivas de IPP que irão formar uma série de homólogos de prenil-difosfato. Em seguida a elaboração destes prenil-difosfatos alílicos 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 compostos com diversas atividades biológicas em plantas como moléculas de sinalização, agentes fotoprotetores, hormônios reprodutivos, mas também funcionam 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_{10}), estes são os principais constituintes dos óleos essenciais. Pinheiro et al. (2015), demonstraram que os dois monoterpenos, o carvacrol ($C_{10}H_{14}O$) e o timol ($C_{10}H_{14}O$) 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 provocar aberrações cromossômicas. Além destes, outros monoterpenos também são

conhecidos por apresentarem ação alelopática como por exemplo de β -Pineno, presente nas folhas de *Eucalyptus*, *Pinus* e *Quercus*, os quais alteram processos bioquímicos das plantas alvos, aumentam a atividade de peroxidases e polifenoloxidasas e afetam o crescimento (ARECO et al., 2014; CHOWHAN et al., 2011).

Apesar de alguns terpenos apresentarem similares estruturais, o modo de ação alelopática diferencia quantitativamente ou qualitativamente. Areco et al., (2014) mostrou que isômeros de pineno ((+)- α -pineno, (-)- α -pineno, (+)- β -pineno, (-)- β -pineno), diferiam quantitativamente na ação alelopática em sementes de *Zea mays* L. (Poaceae). Enquanto que Duke et al. (2004), avaliando a ação alelopática de 1,8-cineole e 1,4-cineole, demonstrou 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.

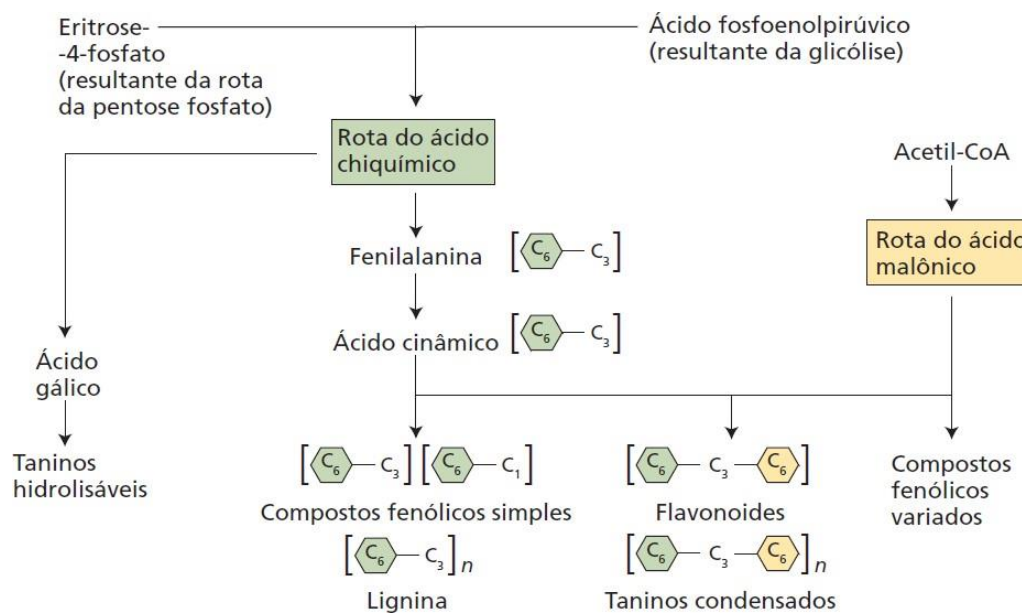
2.3.2 Compostos fenólicos

Os compostos fenólicos são uma classe de metabólitos secundários que apresentam um grupo fenol, ou seja, uma hidroxila (-OH) ligado diretamente a um grupo hidrocarboneto aromático, essa classe é a mais importante e comum no ecossistema (LI et al., 2010). Além disso, os 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 grande 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 e ultravioleta, suporte mecânico e redução no crescimento de plantas circunvizinhas (alelopatia) (BUCHANAN et al., 2015; TAIZ; ZEIGER, 2017). Farmacologicamente, possui diversas atividades como antioxidante, anti-inflamatória, antiviral, antitumoral 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).

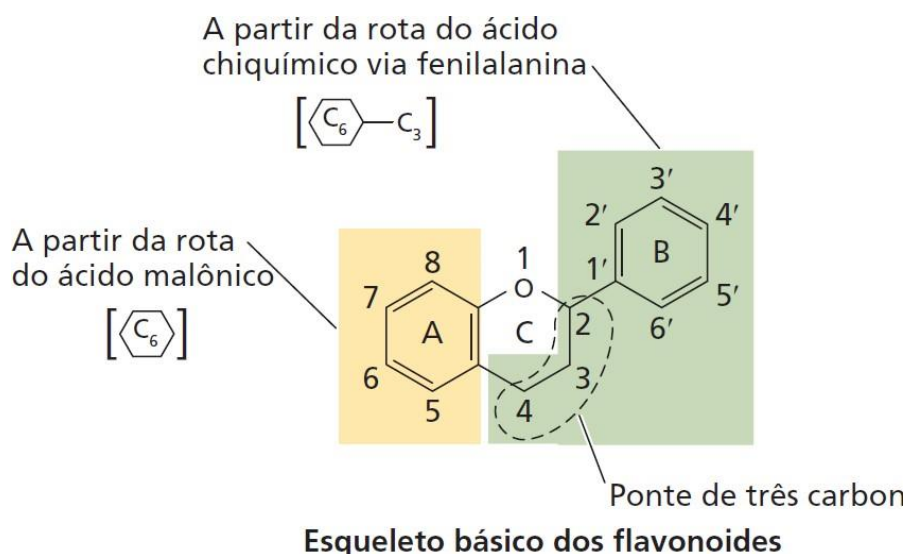
Figura 5: Rotas metabólicas básicas envolvidas na síntese dos compostos fenólicos.



As fórmulas entre parênteses indicam o arranjo básico dos esqueletos de carbono: C_6 indica um anel benzênico e C_3 uma cadeia de três carbonos. Fonte: TAIZ; ZEIGER, 2017.

Geralmente, os compostos da classe heterogênea em estudo são classificados de acordo com seu esqueleto básico de forma que podem ser divididos em flavonoides (flavonóis, flavonas, flavanóis, flavanonas, antocianidinas, chalconas e isoflavonas) e não flavonoides (ácidos fenólicos). 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 ($C_6-C_3-C_6$), 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).

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.

Quanto à alelopatia, os compostos fenólicos estão estreitamente relacionados a este fenômeno, 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).

Os aleloquímicos presentes na classe dos fenólicos causam alelopatia por meio da citotoxicidade generalizada ocasionando danos fisiológicos as plantas alvo. Estes danos incluem a redução no crescimento total das plantas, absorção de íons, absorção de água e nutrientes minerais, potencial hídrico da folha, fotossíntese, entre outros (RICE, 2012). A Tabela 1 lista alguns compostos fenólicos e seus respectivos mecanismos de atuação. Desta forma, os compostos fenólicos estão intimamente relacionados com a ação alelopática dos vegetais.

Tabela 1: Lista de compostos fenólicos e seus mecanismos de ação. Continua...

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)
Ácido coumárico	<i>p</i> - Inibição da germinação	<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 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-RODZYNKIEWICZ et al., (2006)
	Indução a estresse oxidativo	<i>Cucumis sativus</i> L.	POLITYCKA; BEDNARSKI, (2004)
Ácido o-hidroxifenilacético	Redução no conteúdo de clorofila	<i>Oryza sativa</i> L.	YANG et al., (2002)
Ácido <i>p</i> -hidroxibenzóico	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)
	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 benzóico	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)

Tabela 1: Lista de compostos fenólicos e seus mecanismos de ação. Conclusão.

Composto fenólico	Mecanismo	Espécie receptora	Referência
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)

2.3.3 Alcaloides

Os alcaloides são um grupo quimicamente diversificado que possuem nitrogênio em um ou mais anéis heterocíclicos de carbono, de forma que são 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 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, tal como os alcaloides, são empregados na farmácia, na preparação de alimento e até mesmo na fabricação de veneno, entretanto esse grupo apresentam papéis de mensageiros químicos nos vegetais. Dentre esses papéis, destaca-se a defesa contra insetos, microrganismos e mamíferos, e ação alelopática, sendo esta 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 alcaloide são fortes inibidores da germinação. Dentre os compostos estão: cocaína, fisostigmina, cafeína, quinina, estricnina, berberina, codeína e cinchonina (RICE, 2002).

É por meio da lixiviação que os alcaloides são liberados no ambiente para exercer o seu efeito alelopático, visto que seus constituintes não são voláteis. Embora a concentração dos aleloquímicos nas partes aéreas não sejam inicialmente suficientes para afetar outras plantas,

estudos mostram que as substâncias liberadas são depositadas e concentradas no solo ao longo do tempo, de forma que apresentam ação tóxica (LEVITT; LOVETT, 1985).

2.4 *Mesosphaerum suaveolens* (L.) KUNTZE

Mesosphaerum suaveolens (L.) Kuntze é uma planta herbácea pertencente à família Lamiaceae. A palavra grega “*mesosphairon*” vem do latim “*mesosphaerum*”, que significa “um tipo de nardo com folhas de tamanho médio”, seu epíteto específico *suaveolens*, significa “com uma fragrância doce”, devido ao aroma dos óleos essenciais exalado pelos tricomas presentes em suas folhas (QUATTROCCHI, 2017).

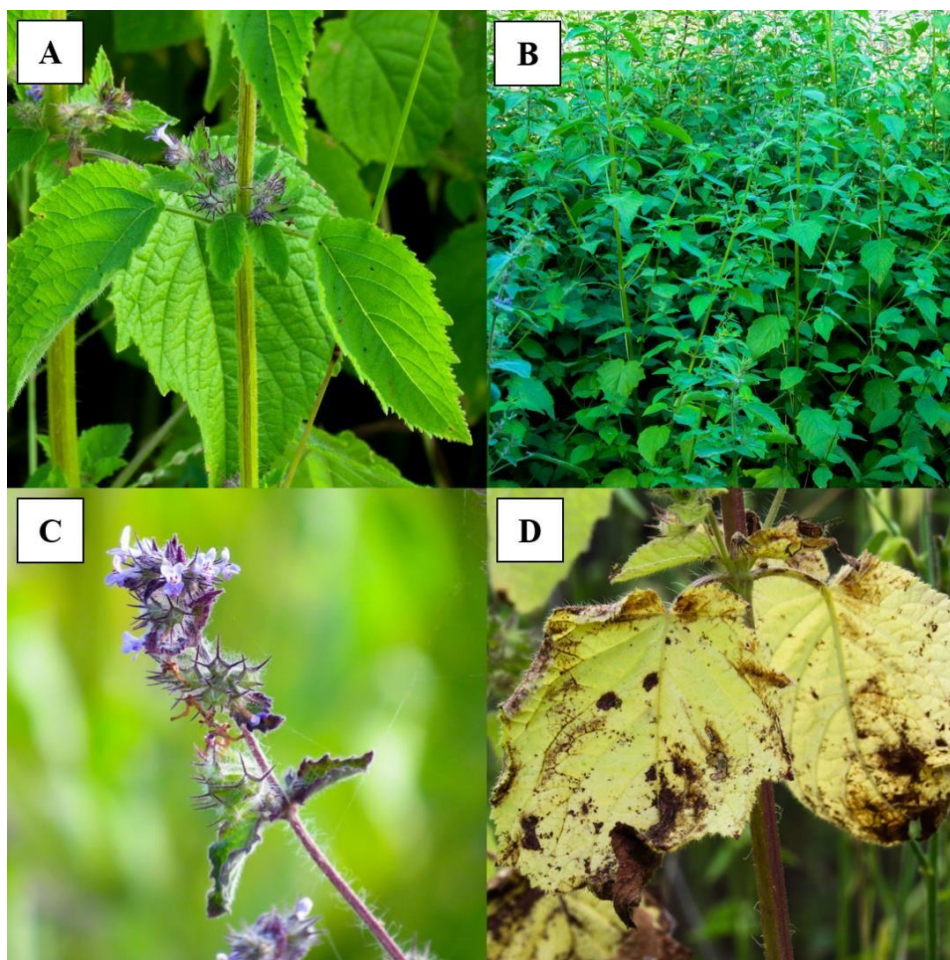
O seu nome vernacular varia bastante de acordo com a região de ocorrência. Na região Nordeste do Brasil, a espécie é conhecida como “bamburral” e “alfazema-brava” e na região Sul do país, a herbácea é denominada de “erva-canudo” e “betônica-brava” (BEZERRA et al., 2017). Em outras partes do mundo, como por exemplo na Índia, é conhecida como “pignut”, “beejabandha”, “sima tulasi”, “sakavong”, “pichi tulas” e “bushmint” (SHARMA et al., 2017), enquanto que na Nigéria é conhecida por “false buttonweed” e em Bangladesh por “tukma” (OLORUNNISOLA et al., 2013).

O nome popular da espécie varia de acordo com a língua nativa, em países de idioma francês a espécie é chamada de “horehound”, “pignut”, “wild spikenard”, “gros baume”, “Hyptis à odeur”, e em outros idiomas a planta é denominada “chao”, “hierba de las muelas”, “hortela do campo” (espanhol), “wilaiti tulsi” (hindi), “bhustrena”, “darp tulas”, “jungli tulas” (marathi), “sirna tulasi” (telugo), “bilati tulas” (bengali), “ganga tulasi” (oriá) e “bhustrena” (sânscrito) (SHARMA et al., 2013).

Taxonomicamente, *M. suaveolens* apresenta como sinônimas botânicas *Ballota suaveolens* L., *Hyptis suaveolens* Poit., *Bystropogon suaveolens* (L.) L'Hér., *Bystropogon graveolens* Blume, *Hyptis congesta* Leonard, *Hyptis ebracteata* R.Br., *Hyptis plumieri* Poit. e *Marrubium indicum* Blanco, tendo *H. suaveolens* como a sinônimo mais difundida no meio científico. Entretanto, a circunscrição atual do gênero *Mesosphaerum* P. Browne foi reconhecida em 2012, após estudos filogenéticos (PASTORE et al., 2011; HARLEY; PASTORE, 2012).

Morfologicamente, *M. suaveolens* é uma erva ou subarbusto ereto que mede até 2 m de altura. Seu caule quadrangular fotossintético é piloso com ramificações e nós bem espaçados. Possui folhas ovais, margem serreada ou cordada, limbo piloso, ápice agudo e base obtusa com filotaxia oposta cruzada. Os pecíolos são curtos canaliculados, assim como seus caules. As suas inflorescências são constituídas de até 20 flores localizadas ao redor dos nós e junto das axilas foliares. As flores são pedunculadas, apresentando cálice tubuloso, persistente, com 5 sépadas pontiagudas. A corola também é tubulosa com 5 pétalas lilacinas e com os lobos evidentes. Seus frutos são secos, indeiscente e unisseminado, originado de gineceu bicarpelar, tais frutos originam sementes dimórficas, sendo duas por fruto. Morfologicamente, tais diásporos são alongados com achatamento dorso-ventral, crista mediana longitudinal, iniciando próximo ao hilo e se estendendo até o ápice da semente com limite de retusa com coloração preta (Figura 7) (BASÍLIO et al., 2007; MOREIRA; BRAGANÇA, 2010).

Figura 7: *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae).



A = Folhas e caule. B = População de *M. suaveolens* em uma área de Caatinga, uma floresta tropical sazonalmente seca, em Quixelô – CE, Brasil. C = Destaque das flores. D = Folhas em senescência. Fonte: Autor (2018).

Quanto à distribuição, *M. suaveolens* é nativa da América tropical, entretanto, como é ruderal, acabou invadindo ecossistemas naturais em regiões tropicais e subtropicais do globo terrestre, de forma que, por essa ocorrência generalizada, a espécie é considerada uma espécie ruderal pantropical (PADALIA et al., 2014). No Brasil, *M. suaveolens* está presente em quase todo o território (SOARES et al., 2017).

Devida essa ampla utilização da espécie vegetal pelas populações, ela é alvo de investigações farmacológicas, e foi demonstrado em ensaios laboratoriais que *M. suaveolens* apresenta atividade antioxidante (BEZERRA et al., 2019), neuroprotetora (GHAFFARI et al., 2014), gastro-protetora (JESUS et al., 2013), antitumoral (BRINDA et al., 2008), antinociceptivo (SANTOS et al., 2007) e anti-inflamatória (GRASSI et al., 2006). Essas atividades farmacológicas são atribuídos aos diversos compostos do metabolismo secundário presentes nessa espécie (BEZERRA et al., 2017).

Quanto às implicações ecológicas, *M. suaveolens* contribui na cadeia energética disponibilizando recursos alimentares para abelhas das famílias Anthophoridae, Apidae e Megachilidae (ALURI et al., 1997). Entretanto, por mais que essa espécie pantropical seja nativa do território brasileiro, ela apresenta uma superabundância em ecossistemas naturais, em consequência disso, acaba mudando a sua estrutura e composição substituindo as espécies vulneráveis ou ameaçadas (PADALIA et al., 2014). Silva et al., (2009) relatam que na fase inicial de ocupação de ambientes, os indivíduos da espécie conseguem alcançar até 174 plantas/m², de forma que conseguem ocupar uniformemente um ambiente.

No estudo de Sharma et al. (2017), eles constataram que, os indivíduos da espécie estudada impactam de forma prejudicial a diversidade, a riqueza e a uniformidade vegetal de um ecossistema, de modo que a proliferação dessa planta pode comprometer a sucessão de outras plantas na comunidade. Uma das justificativas dessa ação do vegetal está a ação alelopática de constituintes químicos presentes nesta espécie (RAIZADA, 2006; BEZERRA et al., 2018).

Outro fator que contribui para essa superabundância está na produção de sementes com tamanho pequeno, que facilita o soterramento, associado a isto está a alta produção de sementes, que chegam até 2.000 sementes/m² (RAIZADA, 2006). Estas por sua vez podem ser dispersas pela água, vento, animais e seres humanos, aumentando assim as possibilidades de colonização de um novo ambiente (SHRESTHA et al., 2018). Juntamente com isso, as sementes de *M. suaveolens* quando entram em contato com a água produzem uma mucilagem rica em

polissacarídeos, os quais foram identificados como sendo L-fuco-4-O-metil-D-glicurono-D-xyloano (ASPINALL et al., 1991), L-fucose, D-xilose, D-manose, D-galactose, D-glicose e ácido 4-O-metil-D-glicurônico (GOWDA, 1984). De forma que a mucilagem desempenha um papel importante em assegurar o transporte das sementes e maximizar a probabilidade de germinação e desenvolvimento da plântula (NORTH et al., 2014).

2.5 FITOQUÍMICA DE *Mesosphaerum suaveolens*

Mesosphaerum suaveolens é uma importante fonte de óleos essenciais, alcaloides, flavonoides, fenóis, saponinas, triterpenos e esteróis (EDEOGA et al., 2006; SHARMA et al., 2013). O óleo essencial dessa espécie já foi caracterizado quimicamente em vários estudos. No entanto, uma vez que essa espécie apresenta alto nível de polimorfismo genético e permite a adaptação às alterações nas características ambientais, foi verificada uma elevada variabilidade na composição e no teor dos constituintes majoritários (>20%) (BARBOSA et al., 2013). A Tabela 2 mostra os principais constituintes identificados nos óleos essenciais de *M. suaveolens*.

Além de mono e sesquiterpenos, outros terpenoides foram identificados em extratos de *M. suaveolens*, principalmente di e triterpenos (Tabela 3). Dentre os diterpenos isolados de *M. suaveolens*, destaca-se o ácido suaveólico com reconhecida ação antimicrobiana e alelopática (ISLAM et al., 2014). Ácidos fenólicos, fenilpropanoides e flavonoides (ASHA et al., 2015; BEZERRA et al., 2017), além de ácidos graxos (RAO; NIGAM, 1972; SALINI et al., 2015) foram identificados em diferentes órgãos de *M. suaveolens* (Tabela 3).

Tabela 2: Constituintes majoritários do óleo essencial de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae).

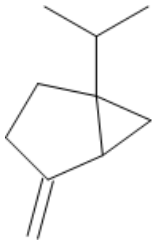
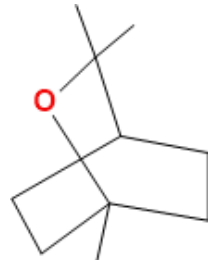
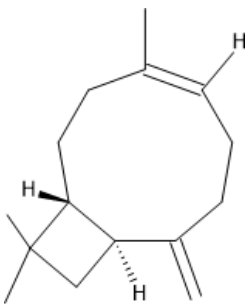
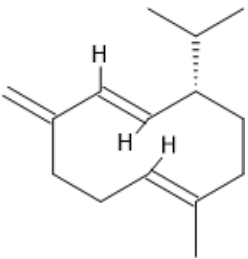
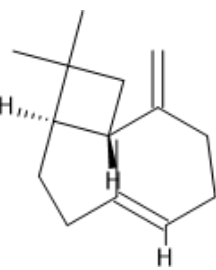
Composto	Estrutura	Classificação	Referência
Sabineno		Monoterpeno	BENELLI et al. (2012); LOHANI et al. (2011); NGOM et al. (2018); TONZIBO et al. (2009); TRIPATHI; UPADHYAY (2009); WANGRAWA et al. (2018)
Eucaliptol		Monoterpeno	MOREIRA et al. (2010); WANGRAWA et al. (2018)
<i>E</i> -Cariofileno		Sesquiterpeno	ANDRADE et al. (2015)
Germacreno D		Sesquiterpeno	ANDRADE et al. (2015)
β -Cariofileno		Sesquiterpeno	GUEYE et al. (2016); KOSSOUOH et al. (2010); NGOM et al. (2018); TONZIBO et al. (2009)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

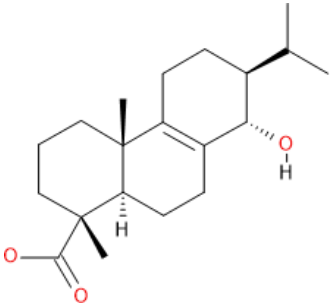
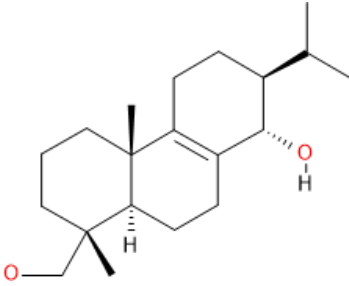
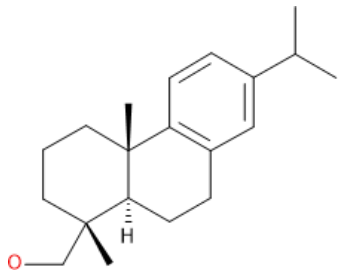
Composto	Estrutura	Partes	Referência
Diterpenos			
Ácido suaveólico		Folhas, Caule	ISLAM et al. (2014); MANCHAND et al. (1974)
Suaveolol		Folhas	MANCHAND et al. (1974)
Dehidroabietinol		Folhas, Caule, Flores	NGASSOUM et al. (1999); ZIEGLER et al. (2002); SALINI et al. (2015)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

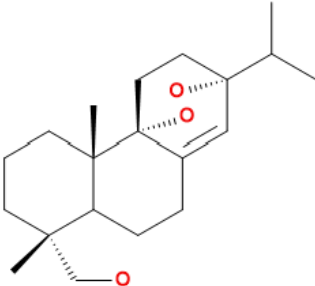
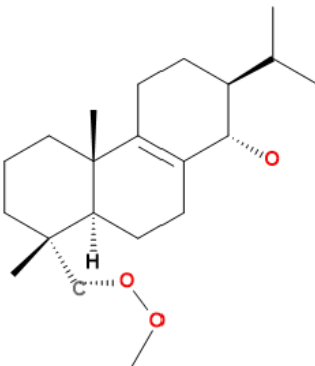
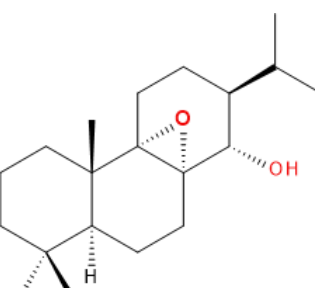
Composto	Estrutura	Partes	Referência
9 α ,13 α -epi-dioxiabiet-8(14)-en-18-ol		Folhas	CHUKWUJEKWU et al. (2005)
Suaveolato de metila		Folhas	GRASSI et al. (2006)
Ácido 8 α ,9 α -epoxisuaveólico		Folhas, Caule	PRAWATSRI et al. (2013)

Tabela 1.3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

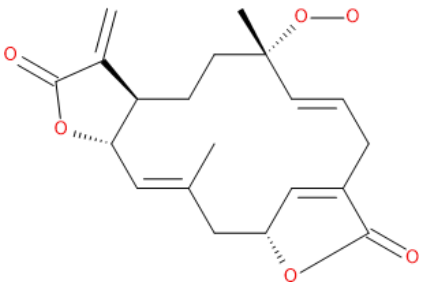
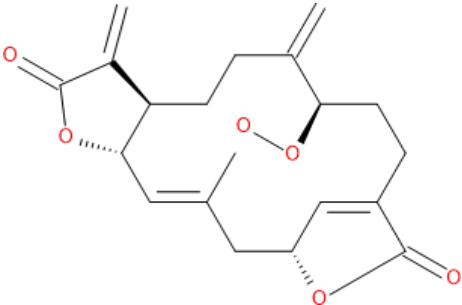
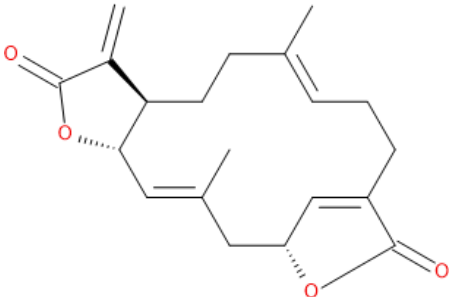
Composto	Estrutura	Partes	Referência
4 α -hidroperóxi-5-enovatodiolide		Flores	ARAI et al. (2015)
4-metileno-5 β -hidroperoxiovatodiolide		Flores	ARAI et al. (2015)
Ovatodiolide		Flores	ARAI et al. (2015)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

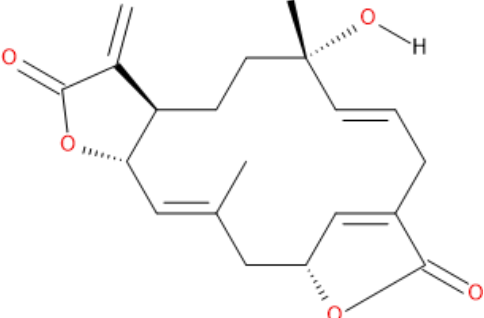
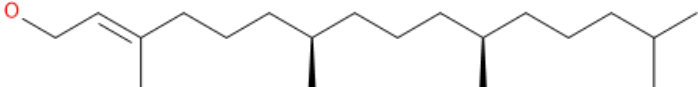
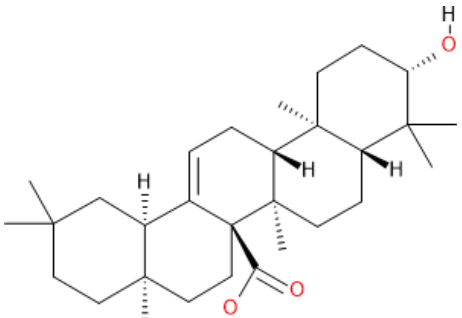
Composto	Estrutura	Partes	Referência
4 α -hidroxi-5-enovatodiolide		Flores	ARAI et al. (2015)
Fitol		Folhas	SALINI et al. (2015)
Triterpenos e esteroides Ácido α -peltoboiquinólico		Raiz	MISRA et al. (1981)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

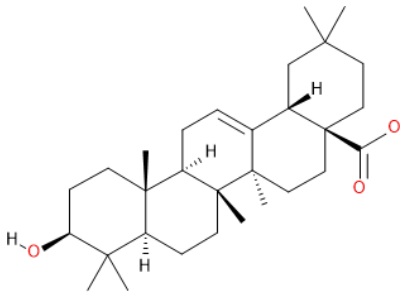
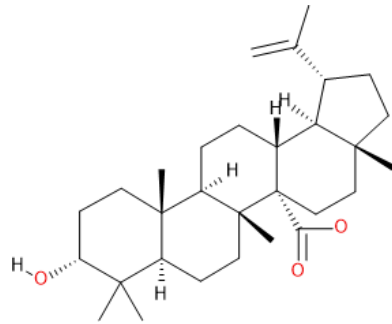
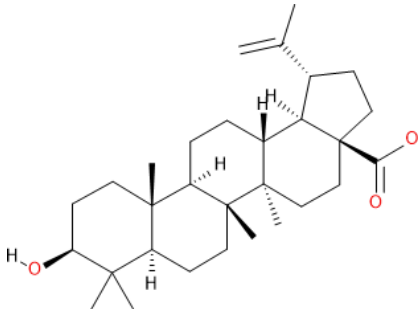
Composto	Estrutura	Partes	Referência
Ácido oleanólico		Raiz	MISRA et al. (1981)
Bacosine		Raiz	MISRA et al. (1983a)
Ácido betulínico		Raiz	MISRA et al. (1983a)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

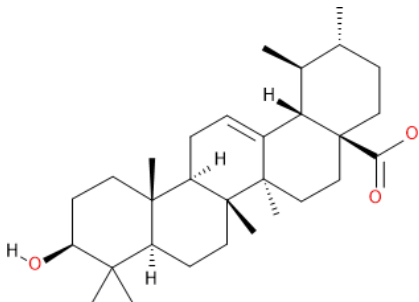
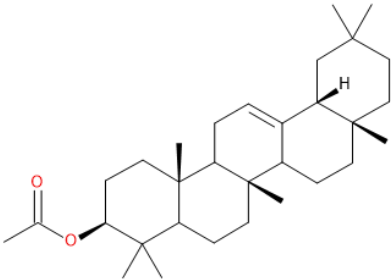
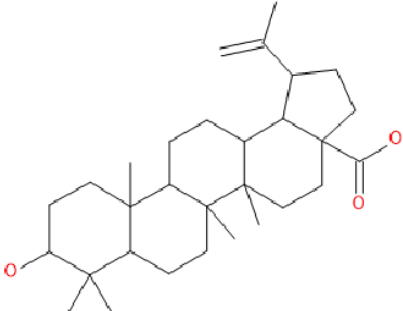
Composto	Estrutura	Partes	Referência
Ácido ursólico		Raiz, Folhas, Caule	MISRA et al. (1983a); RAO (1989)
α -amirina		Raiz	MISRA et al. (1983b)
Ácido 3 β -hidroxilup-20(29)-en-28-óico		Raiz	MISRA et al. (1983b)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

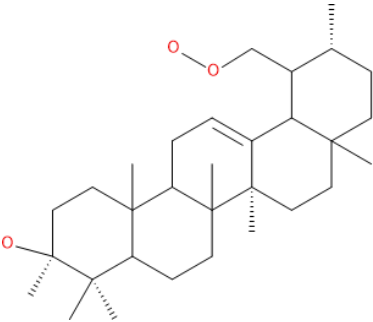
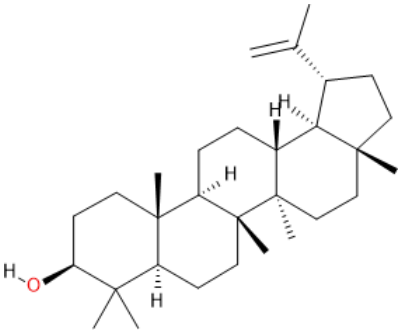
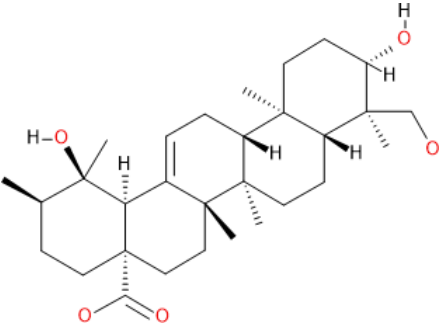
Composto	Estrutura	Partes	Referência
Ácido urs-12-en-3 β -ol-29-óico		Folhas, Caules	MUKHERJEE et al. (1984)
Lupeol		Folhas	RAO, (1989)
Ácido Rotúndico		Folhas, Caule	RAO, (1989)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

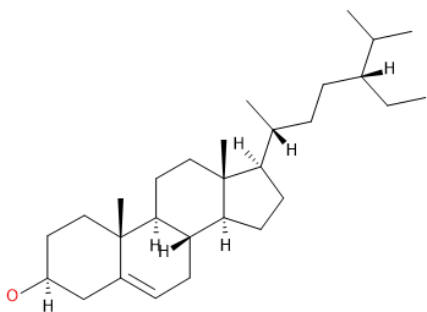
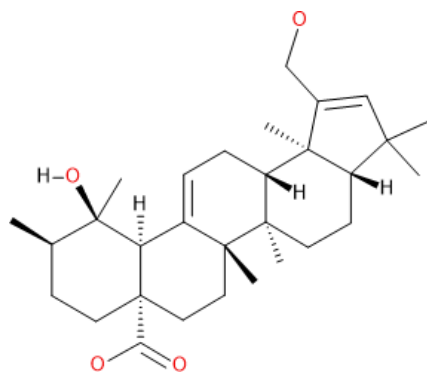
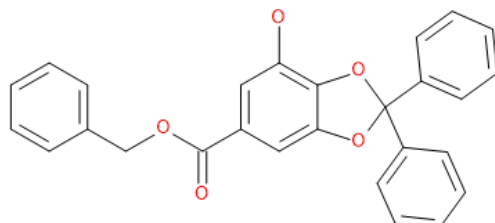
Composto	Estrutura	Partes	Referência
β Sitosterol		Folhas, Caule	RAO, (1989)
Ácido hyptadiênico		Folhas, Caules	RAO et al. (1990)
Fenólicos Ácido gálico		Folhas, Caule	ASHA et al. (2015); BEZERRA et al. (2017)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

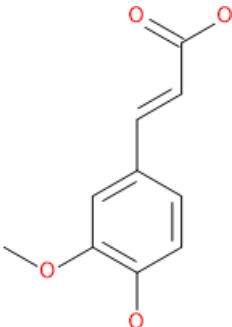
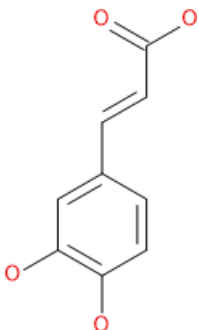
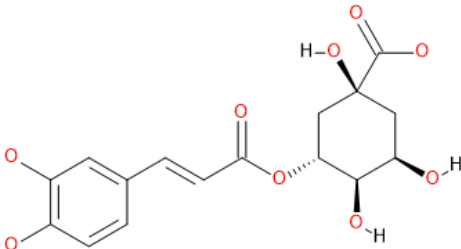
Composto	Estrutura	Partes	Referência
Ácido ferúlico		Folhas, Caule	ASHA et al. (2015)
Ácido caféico		Folhas	BEZERRA et al. (2017)
Ácido clorogênico		Folhas, Caule	ASHA et al. (2015); BEZERRA et al. (2017)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

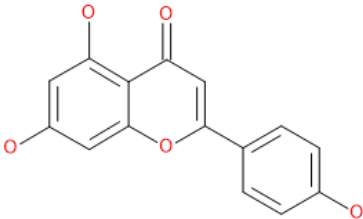
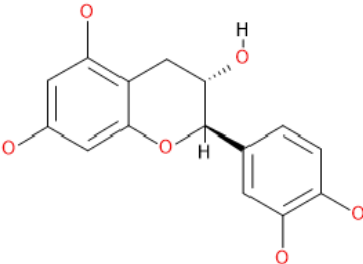
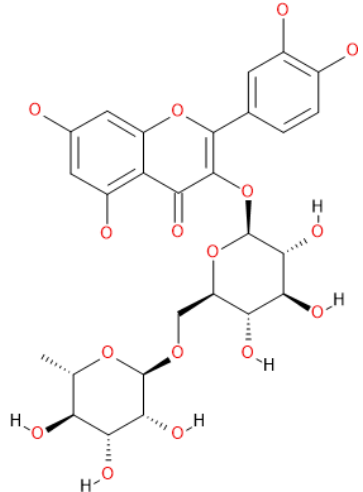
Composto	Estrutura	Partes	Referência
Apigenina		Folhas	BEZERRA et al. (2017)
Catequina		Folhas	BEZERRA et al. (2017)
Rutina		Folhas	BEZERRA et al. (2017)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Continua...

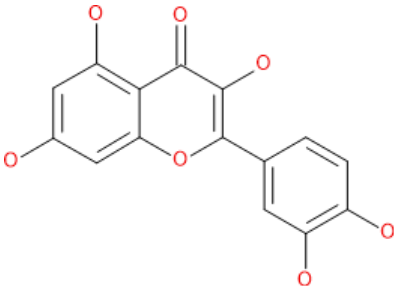
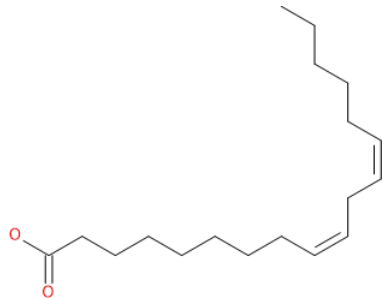
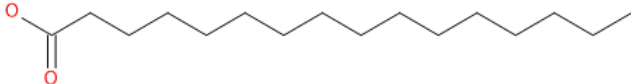
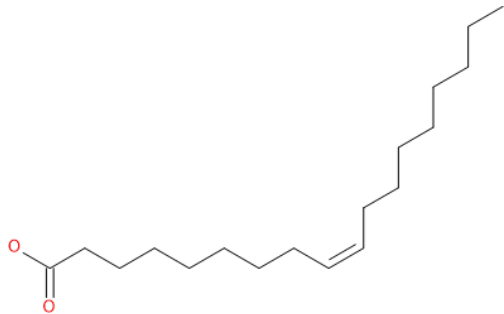
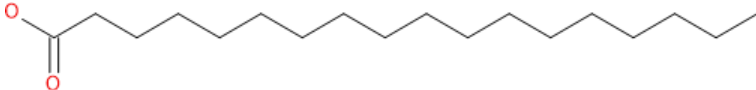
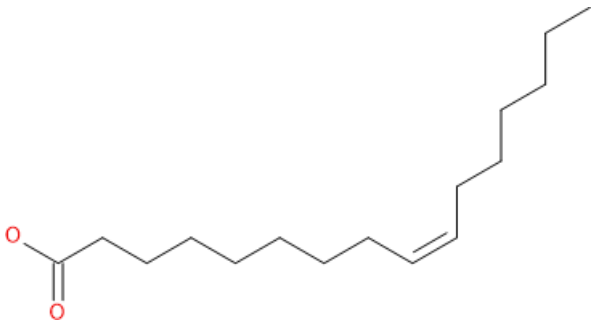
Composto	Estrutura	Partes	Referência
Quercetina		Folhas, Caule	ASHA et al. (2015); BEZERRA et al. (2017)
Ácidos graxos Ácido linoleico		Sementes	RAO; NIGAM, (1972)
Ácido palmítico		Sementes, Folhas	RAO; NIGAM, (1972); SALINI et al. (2015)

Tabela 3: Compostos químicos isolados de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Lamiaceae). Conclusão.

Composto	Estrutura	Partes	Referência
Ácido oleico		Sementes	RAO; NIGAM, (1972)
Ácido esteárico		Sementes	RAO; NIGAM, (1972)
Ácido palmitoleico		Sementes	RAO; NIGAM, (1972)

2.6 ETNOBOTÂNICA DE *Mesosphaerum suaveolens*

Tradicionalmente, *M. suaveolens* é utilizada no tratamento de enfermidades, principalmente no Brasil, Índia e Nigéria. No Brasil, as folhas são utilizadas para infusões e/ou decoctos para tratar úlceras, inflamações, doenças respiratórias (asma, bronquite, resfriados e gripe), doenças relacionadas ao trato gastrointestinal, dores, tonturas, náuseas e nervosismos (ALBUQUERQUE et al., 2007; JESUS et al., 2009). As folhas também são utilizadas no tratamento de dores de cabeça (IGOLI et al., 2004), malária (OLORUNNISOLA et al., 2013; SONIBARE et al., 2015), febre (CHANDER et al., 2015), além de usadas para reduzir o tempo de trabalho e dores de parto (ATTAH et al., 2012). Além das folhas, as flores de *M. suaveolens* são utilizadas como recursos terapêuticos contra dismenorreia, doenças respiratórias e como febrífuga (AGRA et al., 2007). No continente Asiático, as sementes de *M. suaveolens* são usadas para tratar distúrbios ginecológicos, como menorrágia, leucorreia e reumatismo (MANJULA et al., 2013; VIDYASAGAR; PRASHANTKUMAR, 2007).

Do ponto de vista veterinário, *M. suaveolens* também tem sido utilizada para o tratamento de doenças em animais. Tal uso é relatado na Índia para o tratamento de inflamações de bovinos, sendo o suco da folha aplicado nos olhos do animal (SIKARWAR; KUMAR, 2005). No Brasil, a espécie é empregada contra diarreia para os animais supracitados (MARINHO et al., 2007). No continente africano, mais especificamente no Quênia, as partes aéreas do vegetal são empregadas como repelente do mosquito *Anopheles gambiae* Giles, 1926 (Diptera: Culicidae) (SEYOUUM et al., 2002; RAHMATULLAH et al., 2012).

2.7 ATIVIDADE ALELOPÁTICA DE *Mesosphaerum suaveolens*

Segundo Sharma et al. (2017), após o estabelecimento *M. suaveolens* em uma área, torna-se evidente que a espécie impõe profundo impacto sobre a vegetação, visto que o número de espécies locais, riqueza, diversidade e uniformidade são severamente reduzidos. De acordo com o Flora do Brasil (2020), *M. suaveolens* é nativa no território brasileiro, distribuindo-se em diferentes domínios fitogeográficos, a exemplo da Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal e Caatinga. Quanto aos tipos de vegetação que a espécie ocorre no Brasil são: Área Antrópica, Caatinga (*stricto sensu*), Carrasco, Cerrado (*lato sensu*), Floresta Ciliar

ou Galeria, Floresta de Terra Firme, Floresta Estacional Decidual, Floresta Estacional Semidecidual e Restinga (ANTAR, 2020).

Mesosphaerum suaveolens produz numerosas sementes de rápida germinação e posterior crescimento e assim consegue ocupar e dominar ambientes por conta de sua ação alelopática contra espécies. Islam et al. (2014), por exemplo, isolaram o ácido suaveólico de *M. suaveolens* e demonstraram em bioensaios que esse diterpeno apresenta ação alelopática, interferindo no crescimento do caulículo e radícula de *Lepidium sativum* L. (Brassicaceae), *Lactuca sativa* L. (Asteraceae), *Lolium multiflorum* Lam. (Poaceae) e *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. (Poaceae).

Foi reportado que os aleloquímicos presentes na espécie atuam causando estresse oxidativo, redução no conteúdo de clorofila e induzem a formação de aberrações cromossômicas (KAPOOR, 2011; SUMITHA; THOPPIL, 2016), tais danos podem ocorrer em resposta à ação sinérgica dos constituintes. Além da heterotoxicidade, foi constatado que *M. suaveolens* apresenta autotoxicidade, sendo que seus constituintes afetam mais outros vegetais do que a ela mesma (KUMARI; PRASAD, 2018).

Apesar dos relatos da ação alelopática de *M. suaveolens*, vale salientar que esses estudos foram realizados em condições de laboratório e com extratos da planta, de forma que essas ações não condizem com as ações alelopáticas encontradas no ambiente. Sendo assim, torna-se necessário estudos que simulem o máximo possível as condições naturais, a fim de poder afirmar se uma espécie consegue afetar outra. Somente Kapoor (2011) avaliou a ação alelopática de *M. suaveolens* em condições semelhantes às encontradas no ambiente, demonstrando de fato que a espécie tem ação alelopática em *Parthenium hysterophorus* L. (Asteraceae).

2.8 ASPECTOS BOTÂNICOS DE CACTACEAE E SUA IMPORTÂNCIA

A família Cactaceae é um grupo pertencente à ordem Caryophyllales, seus representantes estão entre os mais notáveis e característicos de regiões quentes e áridas do continente americano, sendo também encontrados como epífitas em florestas úmidas (JUDD et al., 2009). Além disso o táxon é monofilético sendo sustentado por numerosos caracteres

morfológicos e uma inversão de 6 kb no cpDNA (OCAMPO; COLUMBUS, 2010; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al., 2011).

Atualmente são registrados 100 gêneros de cactos os quais comportam em torno de 1.500 espécies. Estas por sua vez são distribuídas em quatro subfamílias: Cactoideae, Opuntioideae, Pereskioideae e Maiuhenioideae, sendo que a última não ocorre no Brasil (Souza; Lorenzi, 2012). Os gêneros mais representantes em quantidade de espécie são *Mammillaria* (170 spp.), *Opuntia* (150), *Echinopsis* (70), *Cleistocactus* (50), *Echinocereus* (50), *Rhipsalis* (50) e *Cereus* (40) (JUDD et al., 2009). Apesar do táxon ser quase exclusivo do novo mundo, a espécie *Rhipsalis baccifera* (Sol.) Stearn ocorre na África Tropical (MUCUNGUZI, 2007).

Para o território brasileiro, são registradas 233 espécies de Cactaceae agrupadas em 37 gêneros, com mais de 100 dessas espécies se concentrando na região do Nordeste do país, sendo o estado da Bahia considerado o centro de origem e diversificação do táxon, uma vez que mais de 90% das espécies do Nordeste podem ser encontradas no território do mesmo (FLORA, 2020).

Quanto à morfologia dos cactos, estes organismos são plantas perenes que normalmente apresentam caule suculento fotossintetizante denominados de cladódios, os quais podem ser cilíndricos, cônicos, globosos ou achatados. Seus meristemas axilares são denominados de aréolas, de onde surgem os tricomas, espinhos, flores e até mesmo folhas. As flores dos cactos são vistosas o que facilita a sua polinização, elas são bissexuadas ou raramente unissexuadas, actinomorfas ou ligeiramente zigomorfas. Apesar de suas sépalas serem confundidas com pétalas, os representantes de Cactaceae são monoclamídeos, de forma que os seus verticilos de proteção são tépalas. Normalmente apresentam inúmeros estames que apresentam anteras com deiscência rimosa, e na base das flores, próximo ao ovário ínfero, está contido um disco nectarífero. Os seus frutos são bagas ou cápsulas carnosas que apresentam inúmeras sementes (SOUZA; LORENZI, 2012; MENEZES et al., 2013).

Em várias espécies desse táxon é comum encontrar a presença de espinhos, estes são folhas modificadas ajustadas que evitam a evapotranspiração em ambientes quentes que sofrem de escassez hídrica, como por exemplo a Caatinga, além disso, têm função de proteção contra predadores (VIDAL; VIDAL 2003; JUDD et al., 2009). Morfologicamente, os espinhos dos cactos apresentam três regiões, a primeira é o meristema basal, a qual origina as novas células indiferenciadas, posteriormente a zona de alongamento, onde ocorre a diferenciação celular, e

por fim a zona apical, formada por células mortas compostas de fibras de lignina (MAUSETH, 2006).

Além dessa modificação morfológica das folhas, os cactos apresentam outros mecanismos que auxiliam a sua sucessão ecológica em ambientes áridos, podendo ser modificações morfológicas e fisiológicas. Dentre as primeiras, destaca-se o parênquima aquífero, cujo citoplasma de suas células é ocupado principalmente por água, dando a consistência suculenta, além disso a epiderme dos cladódios é recoberta por uma camada de cutícula que também propicia uma redução na perda de água (CUTTER, 1987; MENEZES et al., 2014). Em espécies de *Cereus* spp., a perda de água para o ambiente também é minimizada devido a existência de dobras nos seus cladódios, formando costelas, nas quais encontram-se os estômatos posicionados internamente a fim de evitar a evapotranspiração devido a exposição ao sol e ao vento (PAULA; RIBEIRO, 2004).

Quanto às modificações fisiológicas, os cactos para tolerar a escassez de água realizam a fotossíntese pelo mecanismo MAC (Metabolismo Ácido das Crassuláceas), o qual funciona como concentrador de CO₂ durante a noite. Neste turno, os estômatos abrem-se e iniciam a carboxilação com o auxílio do catalizador PEPcase, o CO₂ fixado é acumulado nos vacúolos na forma de malato, e no período diurno inicia-se a etapa de descarboxilação. Com esse mecanismo, as espécies de cactaceae conseguem aumentar a eficiência do uso da água, pois a diferença de pressão de vapor da água entre os cladódios e a atmosfera atinge valores mínimos durante a noite (HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ et al., 2018; VILLARREAL, 2007).

A importância dos cactos vai desde a ecológica à econômica, sendo que nesta eles são utilizados na ornamentação, na alimentação de animais (forrageio) e na medicina popular para o tratamento de enfermidades, principalmente no Nordeste do Brasil (ANDRADE et al., 2006; LUCENA et al., 2015). No estudo etnobotânico de Lucena et al. (2015), esses vegetais são utilizados por populações rurais como alternativas terapêuticas no tratamento de bronquite, tosse, resfriados, alergias, diabetes, problemas de coluna, cólica, dores de cabeça e prisão de ventre por populações de origem rural. Sendo que as partes utilizadas são os cladódios, fruto, raízes e parênquima aquífero, as quais podem ser utilizadas em forma de infusões, decocções, *in natura*, lambedor, molho e cozido com açúcar.

Quanto à importância ecológica, essa família contribui efetivamente na colonização de ambientes inóspitos tais como rochas desprovidas de solo, auxiliando assim na formação de habitats propícios ao estabelecimento de outras plantas (TAYLOR; ZAPPI, 2004).

Além disso, os cactos cooperam na cadeia alimentar, visto que esses vegetais ofertam diversos recursos energéticos, tais como frutos, néctar, pólen e água (Figura 8) (XAVIER; REIS-DIAS, 2015; GOMES et al., 2016). No Brasil, especificamente na região semiárida, durante o período de estiagem, essas espécies são de extrema importância para a fauna local, visto que os demais recursos estão escassos. Dentre as espécies de Cactaceae que apresentam importância na manutenção do ecossistema, destacam-se dois cactos colunares, o *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* e *Pilosocereus gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & Rowley subsp. *gounellei*, ambos utilizados na alimentação de espécies nativas da Caatinga (GOMES et al., 2014; GOMES et al., 2016).

Figura 8: Pássaro alimentando-se de fruto de *Pilosocereus pachycladus* F.Ritter subsp. *pernambucensis*.



Jardim – CE. Fonte: Autor (2017).

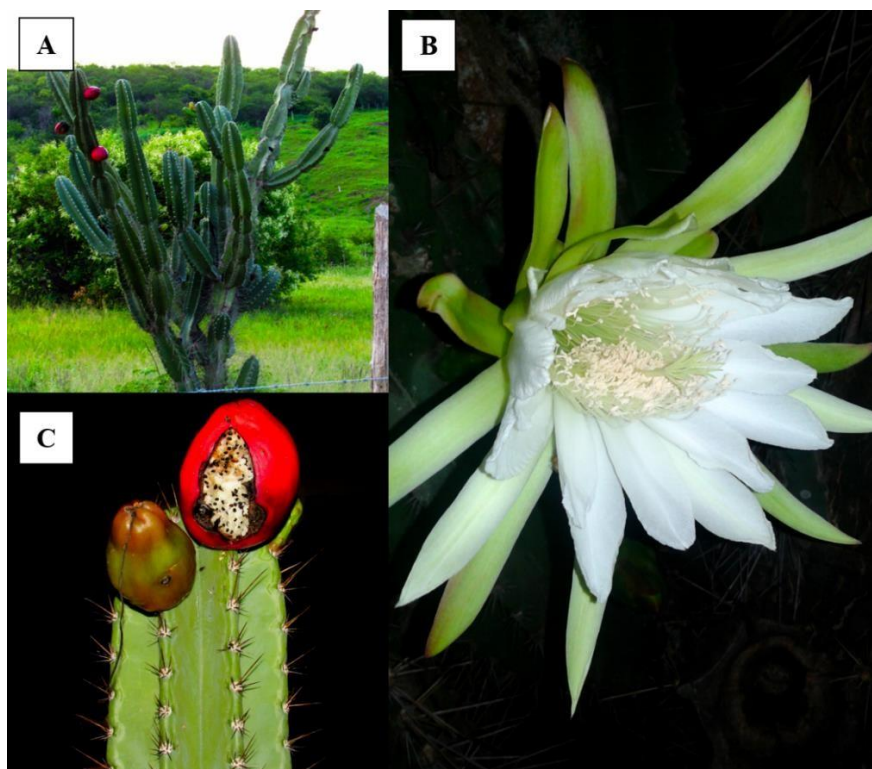
2.8.1 Aspectos botânicos e ecológicos de *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru*

O cacto colunar *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* é uma espécie arbórea endêmica do Brasil, sendo conhecido como “mandacaru” ou “mandacaru-de-boi”. Essa espécie está presente em vários habitats, tais como em formações florestais ou savânicas, no semiárido, em

serras e litorais (MENEZES et al., 2011). No território brasileiro, os indivíduos podem ser encontrados em todos os estados da Região Nordeste, sendo também encontrado nos estados de Tocantins e Minas Gerais (SILVA et al., 2019).

Os indivíduos são árvores com muitos cladódios eretos ramificados que formam coroas densas, as quais podem alcançar 10 m de altura e tronco de até 60 cm de diâmetro. Os seus cladódios apresentam de 4 a 8 costelas com espinhos aciculares localizados nas aréolas utilizados principalmente para a sua proteção contra herbívoros. Além de espinhos, nestes cladódios surgem flores de até 20 cm de circunferência, e 21 cm de comprimento, as quais abrem-se à noite para a polinização (quiropterofilia e falenofilia). Os seus verticilos reprodutivos são vistosos para os animais polinizadores, apresentando inúmeros estames dialistêmones, e o seu carpelo apresenta um único ovário conectado terminalmente a um único estilete que se divide em vários estigmas. Referente à coloração das flores, as tépalas de seu perigônio são internamente brancas e externamente avermelhadas. Essas flores possuem ovário ínfero, do qual se origina um fruto com pericarpo vermelho roseado, unilocular, com placentação parietal e do tipo polispérmico, contendo cerca de 1.500 sementes (Figura 9) (ANDERSON, 2001; MEIADO et al., 2010; ABUD et al., 2013; MENEZES et al., 2013).

Figura 9: *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*.



A= Organismo adulto em área de Caatinga – Quixelô - CE. B= Flor. C= Fruto maduro. Fonte: Autor (2017).

Ecologicamente, a espécie *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* apresenta grande importância para a fauna do Nordeste, seus cladódios podem servir de habitat para a construção de ninhos de pássaros. Quanto às suas flores, estas fornecem néctar para mariposas, morcegos e abelhas, enquanto que seus frutos são bastante apreciados por pássaros e insetos, os quais participam como dispersores de sementes no ambiente (Figura 10) (GOMES et al., 2014).

Figura 10: Dispersores das sementes de *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*.



Fonte: Autor (2017).

Essa Cactaceae não é classificada como ameaçada de extinção pelo Ministério do Meio Ambiente, pois apresenta uma ampla distribuição e um grande número de indivíduos (SILVA et al., 2011). Entretanto, a espécie sofre alta pressão antrópica, pois seus indivíduos são utilizados de forma desordenada e descontrolada na agropecuária, ligado a esse fator, está a degradação do seu ambiente natural (ALVES et al., 2009). Além disso, a espécie sofre ação alelopática de outras espécies vegetais aromáticas, dentre elas *Tarenaya longicarpa* Soares

Neto & Roalson, *Lantana camara* L., *Lantana montevidensis* (Spreng.) Briq. e *M. suaveolens* (L.) Kuntze de forma a prejudicar a perpetuação da espécie (BEZERRA et al., 2018).

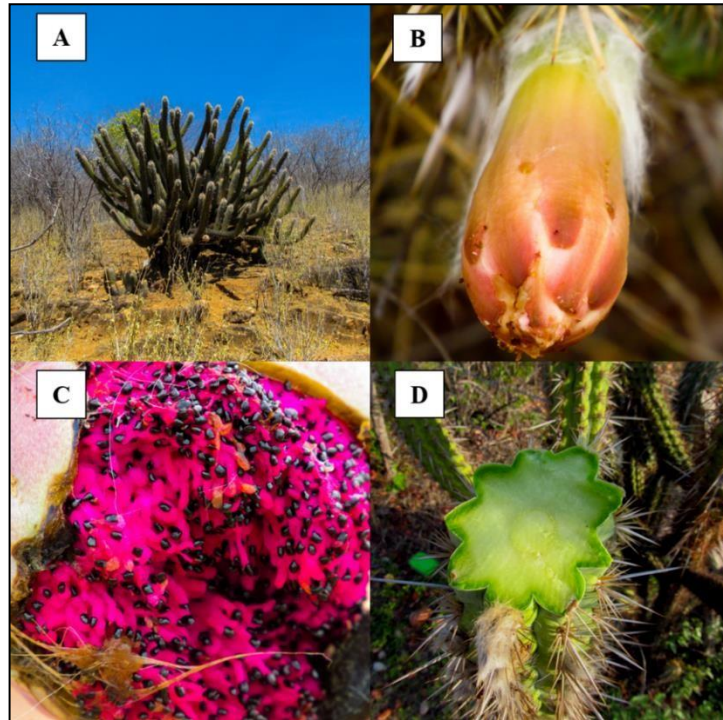
2.8.2 Aspectos botânicos e ecológicos de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*

Conhecido como “xique-xique”, o *Pilosocereus gounellei* (F.A.C. Weber) Byles & Rowley subsp. *gounellei*, assim como o *C. jamacaru* subsp. *jamacaru*, é um cacto endêmico e colunar do Brasil, sendo que ocorre apenas nos estados do Nordeste do Brasil (ABUD et al., 2015). A espécie é encontrada em formações savânicas, carnaubais, campos ou afloramentos rochosos, sem especificidade de substrato (TAYLOR; ZAPPI, 2004). A espécie tem importância para as populações rurais, visto que na medicina popular ela é utilizada no tratamento de gastrite, além disso, as pessoas consomem seus frutos *in natura* (LUCENA et al., 2015).

Este cacto que cresce até 3 m de altura, é caracterizado por apresentar cladódios colunares com 8 a 13 costelas com aréolas acinzentadas possuindo inúmeros espinhos cilíndricos, aciculados e pungentes que atingem até 5 cm de comprimento. As flores são tubulosas com 6 a 8 cm de comprimento e apresentam o perigônio com a coloração branca que auxilia na sua polinização, visto que a antese é noturna, além disso, onde as flores surgem há a formação de tricomas brancos. Esta flor dar origem a um fruto do tipo baga com numerosas sementes pretas, o qual é achatado em ambos os polos, quando maduro abre-se e expõe sua polpa para a fauna local consumir (Figura 1.11) (MENEZES et al., 2013).

Os frutos dessa espécie de Cactaceae apresentam uma polpa funicular colorida em tom de rosa, a qual atrai diversos frugívoros, principalmente aqueles que auxiliam na dispersão das sementes por meio da endozoocoria (TAYLOR; ZAPPI, 2004; ABUD et al., 2015; GOMES et al., 2016). Desta forma a espécie contribui na cadeia alimentar consequentemente apresenta importância na manutenção da Caatinga. Entretanto, assim como o *C. jamacaru* subsp. *jamacaru*, essa espécie também sofre pressão antrópica desodernada.

Figura 11: o *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*.



A= Indivíduo adulto na Estação Ecológica de Aiuaba – CE. B= Botão floral de *P. gounellei* subsp. *gounellei*. C= Destaque da polpa funicular do fruto e suas sementes. D= Corte transversal do cladódio evidenciando as costelas e o parênquima aquífero. Fonte: Autor (2017).

3 AÇÃO ALELOPÁTICA DA DECOMPOSIÇÃO FOLIAR DE *MESOSPHAERUM SUAVEOLENS* (L.) KUNTZE EM CACTOS COLUNARES ENDÊMICOS DO BRASIL

Manuscrito a ser submetido ao periódico *Plant Physiology and Biochemistry*

Ação alelopática da decomposição foliar de *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze em cactos colunares endêmicos do Brasil

Resumo

Mesosphaerum suaveolens é uma herbácea que possui aleloquímicos, podendo alterar a diversidade vegetal em áreas circunvizinhas. Com isso, objetivou avaliar como a decomposição de suas folhas pode afetar espécies de dois cactos colunares (*Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* e *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*) endêmicos do Brasil, bem como avaliar a autotoxicidade. Para tanto, folhas de *M. suaveolens* ao final da sua senescência foram coletadas misturadas com solo obtendo diversas concentrações (3,3 – 23,3 g de folhas por Kg de solo) e postas para serem decompostas. Posteriormente este solo foi utilizado para os testes alelopáticos de germinação e desenvolvimento dos cactos citados e de *M. suaveolens*. Por fim foram avaliados por UPLC-MS-ESI-QTOF, quais os constituintes químicos que *M. suaveolens* liberou e incorporou ao solo. De modo geral, foi possível observar que as folhas de *M. suaveolens* liberaram terpenos no solo, tais como rosmaridifenol, ácido ursólico e carnosol. A decomposição foliar afetou o crescimento de *C. jamacaru*, pois diminuiu o tamanho dos seus cladódios de $3,02 \pm 0,23$ cm (controle) para $1,92 \pm 0,21$ (13,3 g/Kg). Esta concentração afetou significativamente o peso seco do cacto, em que para o órgão aéreo, houve uma diminuição de $41,22 \pm 8,52$ mg (controle) para $17,76 \pm 4,9$ mg. Para *P. gounellei* foi demonstrado que a decomposição pode afetar a sua biomassa, destacando-se as raízes, pois no controle apresentavam $5,75 \pm 2,98$ mg e reduziram sua massa para $1,55 \pm 0,37$ mg na maior concentração. Concomitantemente os produtos de decomposição foram capazes de alterar a quantidade de pigmentos fotossintéticos (Clorofila *a* para todas as espécies e clorofila *b* e carotenoides para *M. suaveolens*) das espécies receptoras. Por fim, a espécie mostrou que apresenta autotoxicidade, pois seus metabólitos foram capazes de afetar o seu crescimento.

Palavras-chave: *Hyptis suaveolens*, Alelopatia, Terpenos, Caatinga, Autotoxicidade.

1 Introdução

Mesosphaerum suaveolens (L.) Kuntze (Lamiaceae), conhecida como “bamburral” e “alfazema-brava” é uma espécie semélpara herbácea que tem como centro de origem a Índia, seus representantes encontram-se distribuídos nas regiões tropicais de forma que em alguns ecossistemas é considerada uma espécie ruderal (Mishra et al., 2011). No estudo de Sharma et al., (2017), eles constataram que os indivíduos dessa espécie pantropical impacta de forma prejudicial a diversidade, a riqueza e a uniformidade vegetal de um ecossistema, de modo que a proliferação dessa planta pode comprometer a sucessão de outras plantas na comunidade. Dentre os fatores dessa ação do vegetal está a ação de constituintes químicos oriundos do metabolismo secundário, denominados de aleloquímicos, que podem afetar negativamente a germinação e crescimento de outras espécies (Bezerra et al., 2018; Islam et al., 2014; Raizada, 2006).

Essa ação alelopática está ligada à diversidade de compostos químicos que a espécie produz, sendo eles pertencentes às várias classes como alcaloides, flavonoides, fenóis, saponinas, esteróis e terpenos (Edeoga et al., 2006; Sharma et al., 2013). Das classes químicas com potencial alelopático estão os triterpenos (Rice, 2012), e em *M. suaveolens* foi evidenciado que suas folhas apresentam tais grupos, sendo identificado as seguintes substâncias, ácido ursólico ($C_{30}H_{48}O_3$) (Misra et al., 1983), ácido urs-12-en-3 β -ol-29-óico ($C_{30}H_{48}O_3$) (Mukherjee et al., 1984), lupeol ($C_{30}H_{50}O$), ácido rotúndico ($C_{30}H_{48}O_5$), β -sitosterol ($C_{29}H_{50}O$) (Rao, 1989) e ácido hyptadiênico ($C_{30}H_{46}O_4$) (Rao et al., 1990). Além deste grupo, estão os diterpenos, destacando-se o ácido suaveólico ($C_{20}H_{32}O_3$), pois este constituinte tem potencial alelopático, visto que em bioensaios ele afetou o crescimento de monocotiledôneas (*Lepidium sativum* L. e *Lactuca sativa* L.) e eudicotiledôneas (*Lolium multiflorum* L. e *Echinochloa crus-galli* L. Beauv) (Islam et al., 2014).

Tais constituintes podem ser liberados no meio ambiente por lixiviação, exsudação radicular, volatilização e decomposição dos tecidos vegetais (Latif et al., 2017; Rice, 2012). Como *M. suaveolens* é uma espécie anual, todas as suas folhas, após a senescência, são lançadas no ambiente e depositadas no solo para que ocorra a sua decomposição (Islam et al., 2014), consequentemente as substâncias presentes no interior das células são extravasadas e lixiviadas devido o rompimento das paredes celulares mortas (Rice, 2012). Esse mecanismo de liberação dos agentes alelopáticos torna mais efetiva a colonização de *M. suaveolens* em novos ambientes, visto que suas folhas são transportadas de um ambiente para outro por meio da ação do vento (Raizada, 2006).

Durante essa colonização, é observado que a espécie torna-se dominante, acarretando uma baixa diversidade vegetal no ambiente (Sharma et al., 2017). Tal fenômeno é observado na Caatinga, uma floresta tropical sazonalmente seca localizada no Nordeste brasileiro, onde áreas que sofreram distúrbios antrópicos, bem como áreas preservadas, são ocupadas, em grandes extensões, por indivíduos de *M. suaveolens*. Desse modo, em áreas que houve desmatamento, a espécie ruderal citada acaba ocupando rapidamente o ambiente por um conjunto de fatores, como o efeito alelopático, grande número de sementes produzidos, rápida germinação e desenvolvimento (Raizada, 2006).

A sua capacidade de alta proliferação ocasiona impactos negativos em outros vegetais, por meio da ação alelopática, de modo que acaba mudando a estrutura e composição do ambiente substituindo as espécies vulneráveis ou ameaçadas (Padalia et al., 2014). Dentre os prejuízos que esta espécie pode ocasionar na Caatinga, está na redução de espécies nativas que

são fontes de recursos para a fauna local, a exemplo dos representantes de Cactaceae, os quais disponibilizam recursos alimentícios, tais como pólen, néctar e frutos, no período de chuva e seca (Gomes et al., 2014; Gomes et al., 2017). Em observações pessoais em campo, foi possível notar que plantas jovens de espécies de Cactaceae não ocorriam simultaneamente nas mesmas áreas colonizadas por *M. suaveolens*, levantando a hipótese que a espécie, por meio dos metabólitos liberados durante sua decomposição foliar, pode afetar a germinação e o crescimento das plântulas, de modo que estas não obtêm sucessão ecológica.

Dentre os cactos com tal potencial destacam-se *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* e *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*, ambos colunares e que apresentam ampla distribuição no semi-árido nordestino brasileiro (Lucena et al., 2015; Meiado et al., 2015; Meiado et al., 2010). A primeira espécie, conhecida popularmente como “mandacaru”, fornece, durante a estiagem, frutos carnosos ricos em água e carboidratos para a avifauna da Caatinga (Silva; Alves, 2009; Silva, 1988), como *Paroaria dominicana* L. (Thraupidae), *Euphonia chlorotica* L. (Fringillidae), estas ao interagirem com os frutos acabam derrubando parte da polpa contendo sementes, disponibilizando-as para formigas e lagartos, os quais juntamente com a avifauna atuam como dispersores das sementes no ambiente (Gomes et al., 2014).

Segundo estes autores, o *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* produz uma alta quantidade de frutos de modo sincronizado, limitando assim o suprimento do recurso por um curto período de tempo. Tal característica influencia o aumento no consumo de frutas por várias espécies de aves, de forma que *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* é fundamental na cadeia alimentar da fauna nesse ecossistema altamente sazonal (Gomes et al., 2014).

Já *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*, conhecido no Nordeste do Brasil como “xique-xique”, é um cacto arbustivo que, juntamente com o anterior, participa na oferta de recursos energéticos para a fauna local (Rengifo et al., 2007). Com isso, esses dois cactos são considerados recursos-chave que sustentam os frugívoros em períodos de extrema escassez de frutos, o que ocorre na Caatinga devido à alta variação sazonal (Quirino, 2006).

Desta forma, devido à importância ecológica desses cactos colunares, este trabalho teve como objetivo avaliar como a decomposição foliar de *M. suaveolens* pode afetar a germinação e crescimento inicial de dois cactos colunares nativos do Brasil o *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* e *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*. Bem como analisar quais os constituintes químicos que *M. suaveolens* é capaz de liberar e incorporar no solo durante a sua decomposição.

2 Resultados

2.1 Germinabilidade

Após 120 dias de decomposição das folhas de *M. suaveolens*, foi possível evidenciar que a espécie apresenta uma discreta ação alelopática na germinação de sementes dos cactos colunares. No caso das sementes de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* o efeito alelopático aconteceu a partir da concentração de 13,3 g de folhas por quilograma de solo, sendo que nesta concentração houve $87,5 \pm 3,4\%$ de germinação, paralelamente o grupo controle apresentou $94,5 \pm 1,9\%$ de germinabilidade. O efeito alelopático observado contra esse cacto mostra que *M. suaveolens* apresenta uma atividade de modo concentração-dependente, ou seja, quanto maior a biomassa presente dessa espécie, maior será o efeito alelopático. Visto que na maior concentração analisada (23,3 g/Kg) foi demonstrado que houve uma menor porcentagem de germinação de sementes ($83,5 \pm 3,0\%$) (Figura 1).

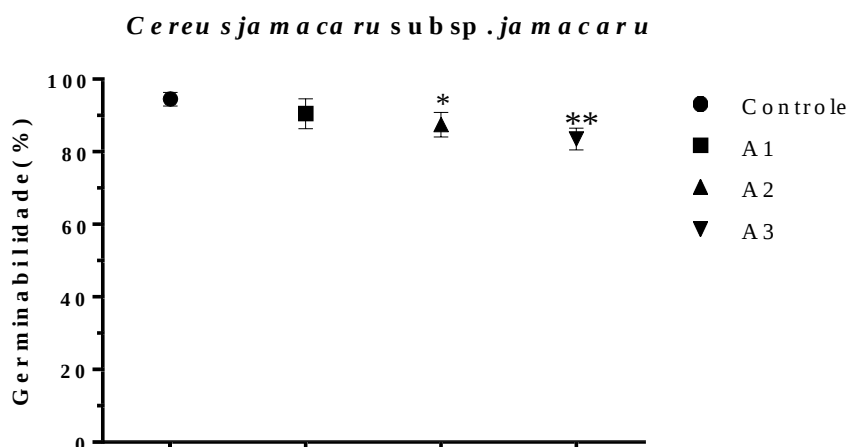


Figura 1: Germinabilidade de sementes de *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* em solo com a presença de folhas de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias de decomposição. A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg; *= $p < 0,05$, **= $p < 0,01$; N=4. As barras representam o desvio padrão.

Referente ao efeito alelopático sobre *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*, a decomposição das folhas de *M. suaveolens* foi capaz de inibir a germinabilidade de modo significativo na maior concentração ($77,0 \pm 3,4\%$) em relação ao grupo controle ($88,5 \pm 2,5\%$), de forma que em concentrações menores que 23,3 g/Kg não afetam a germinação das sementes de tal espécie (Figura 2). Quanto à ação autotóxica de *M. suaveolens*, foi demonstrado que a espécie afeta de modo negativo a germinação das suas próprias sementes em concentrações

$\geq 23,3$ g/Kg, sendo que em tal tratamento, houve germinação de $88,5 \pm 6,1\%$ enquanto que no grupo sem as folhas da espécie houve $98,0 \pm 1,6\%$ (Figura 3).

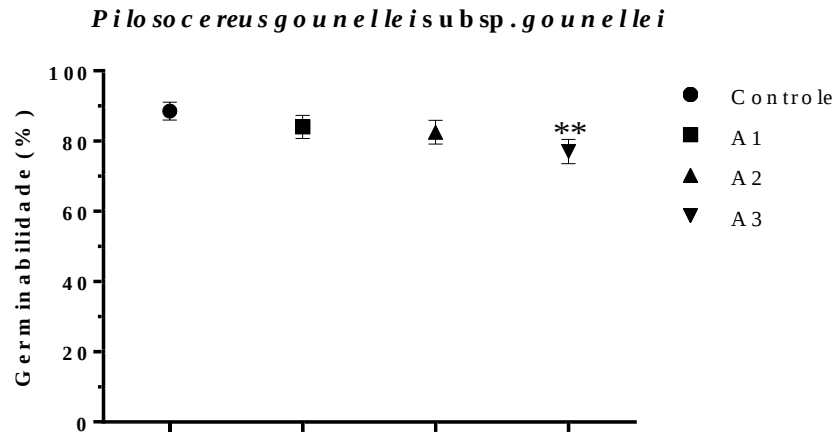


Figura 2: Germinabilidade de sementes de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei* em solo com a presença de folhas de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias de decomposição. A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg; **= $p < 0,01$; $N=4$. As barras representam o desvio padrão.

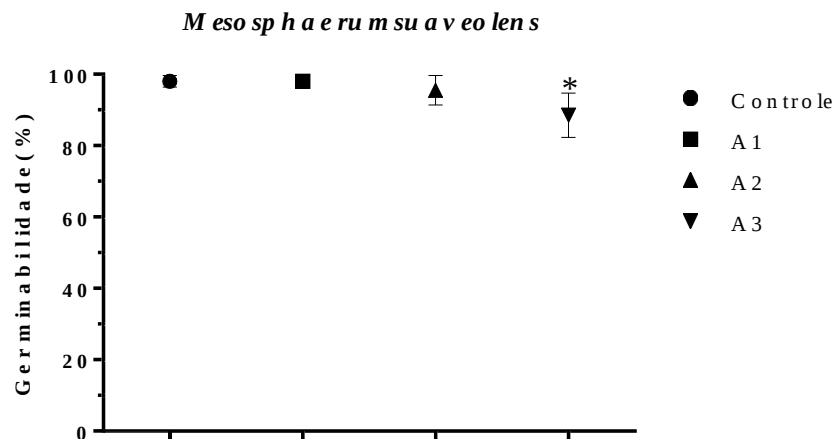


Figura 3: Germinabilidade de sementes de *Mesosphaerum suaveolens* em solo com a presença de folhas de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias de decomposição. A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg; *= $p < 0,05$; $N=4$. As barras representam o desvio padrão.

2.2 Parâmetros germinativos

Além do número de sementes germinadas, os aleloquímicos podem influenciar outros fatores na emergência das plântulas, tais como o tempo necessário para tal evento, ou a sua velocidade e até mesmo a sua sincronia. Com base nisso, é possível determinar de acordo com a tabela 1, que a decomposição da espécie doadora é capaz de afetar a emergência das plântulas de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru*, visto que o T_{50} (tempo necessário para que metade da amostra tenha sua emergência computada), aumentou significativamente. Além disso, houve interferência negativa na velocidade de emergência das plântulas desse cacto, sendo que o tratamento com a maior quantidade de biomassa reduziu tal velocidade de $5,83 \pm 0,17$ (grupo controle) para $4,58 \pm 0,21$. Um fato interessante para a sincronia da emergência de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* é que na menor concentração (3,3 g/Kg), foi onde houve ação alelopática, sendo inexistente tal efeito nos demais tratamentos, tal efeito é chamado de hormese.

Tabela 1: Parâmetros germinativos das sementes de *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* submetidas à decomposição foliar de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias.

Tratamento	T_{50} (Dias)	IVE	Sincronia
Controle	$7,61 \pm 0,14a$	$5,83 \pm 0,17a$	$0,30 \pm 0,01a$
A1	$8,41 \pm 0,22b$	$4,88 \pm 0,19b$	$0,20 \pm 0,03b$
A2	$7,99 \pm 0,12ab$	$5,08 \pm 0,26bc$	$0,31 \pm 0,02a$
A3	$8,32 \pm 0,44b$	$4,58 \pm 0,21c$	$0,23 \pm 0,06ab$

Legenda: A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. Letras diferentes na mesma coluna apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade ($a > b > c$). T_{50} : tempo necessário para que metade da amostra tenha sua emergência computada; IVE: Índice de Velocidade de Emergência.

Apesar da ação alelopática nos parâmetros germinativos das plântulas do cacto colunar acima, a decomposição das folhas de *M. suaveolens* só foi capaz de afetar a velocidade de emergência de *P. gounellei* subsp. *gounellei*. Tal ação foi capaz de diminuir o IVE nas menores concentrações utilizadas (3,3 g/Kg), sendo que o tratamento de maior concentração foi capaz de diminuir de forma significativa comparada ao controle e demais concentrações testadas, de forma que teve um IVE de $3,97 \pm 0,16$ (Tabela 2).

Quanto à ação alelopática intraespecífica, foi observado que a decomposição foliar da espécie também afeta o comportamento germinativo da espécie (Tabela 3). Primeiramente, a espécie aumenta o tempo necessário para que metade da amostra venha a emergir, sendo que no grupo controle o tempo necessário para tal fenômeno é de $3,8 \pm 0,17$ dias, quando avaliadas com a presença das folhas, esse tempo aumenta significativamente em concentrações $\geq 3,3$

g/Kg, sendo que neste tratamento T_{50} aumenta para $4,18 \pm 0,1$ dias. Por fim, os aleloquímicos afetaram a velocidade de emergência das sementes em concentrações $\geq 13,3$ g/Kg, sendo tal efeito mais efetivo na maior concentração.

Tabela 2: Parâmetros germinativos das sementes de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei* submetidas à decomposição foliar de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias.

Tratamento	T_{50} (Dias)	IVE	Sincronia
Controle	$8,70 \pm 0,20a$	$4,75 \pm 0,11a$	$0,21 \pm 0,04a$
A1	$9,00 \pm 0,30a$	$4,40 \pm 0,07b$	$0,17 \pm 0,02a$
A2	$9,12 \pm 0,22a$	$4,30 \pm 0,20b$	$0,16 \pm 0,01a$
A3	$9,04 \pm 0,13a$	$3,97 \pm 0,16c$	$0,16 \pm 0,01a$

Legenda: A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. Letras diferentes na mesma coluna apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade ($a > b > c$). T_{50} : tempo necessário para que metade da amostra tenha sua emergência computada; IVE: Índice de Velocidade de Emergência.

Tabela 3: Parâmetros germinativos das sementes de *Mesosphaerum suaveolens* submetidas à decomposição foliar de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias.

Tratamento	T_{50} (Dias)	IVE	Sincronia
Controle	$3,80 \pm 0,17a$	$11,48 \pm 0,50a$	$0,31 \pm 0,04ab$
A1	$4,18 \pm 0,10b$	$10,68 \pm 0,21ab$	$0,24 \pm 0,02a$
A2	$4,30 \pm 0,15bc$	$10,33 \pm 0,65b$	$0,31 \pm 0,01ab$
A3	$4,61 \pm 0,18c$	$8,71 \pm 0,17c$	$0,41 \pm 0,11b$

Legenda: A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. Letras diferentes na mesma coluna apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade ($a > b > c$). T_{50} : tempo necessário para que metade da amostra tenha sua emergência computada; IVE: Índice de Velocidade de Emergência.

2.3 Efeito da decomposição no crescimento e biomassa

Os aleloquímicos de *M. suaveolens* além de ocasionar ação alelopática em parâmetros germinativos, são capazes de afetar o crescimento dos cactos colunares, tanto em tamanho quanto em sua biomassa. Isto foi constatado para os indivíduos de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru*, visto que seu crescimento teve interferência nas concentrações acima de 13,3 g/Kg, pois houve uma redução de $3,02 \pm 0,23$ cm (grupo controle) para $1,92 \pm 0,21$ cm. No mesmo tratamento houve ação para o crescimento das raízes quando comparado com o grupo controle (Figura 4 e 6). Tais comprimentos podem refletir na biomassa dos cladódios e raízes, pois há ações significativas no mesmo tratamento (13,3 g/Kg) que afetou o crescimento. Referente ao peso seco dos cladódios, o tratamento com maior quantidade de folhas em decomposição teve

um peso de $17,76 \pm 4,9$ mg, enquanto que para o controle este teve $41,22 \pm 8,52$ mg, de forma que houve toxicidade da decomposição das folhas para *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* (Figura 5 e 6).

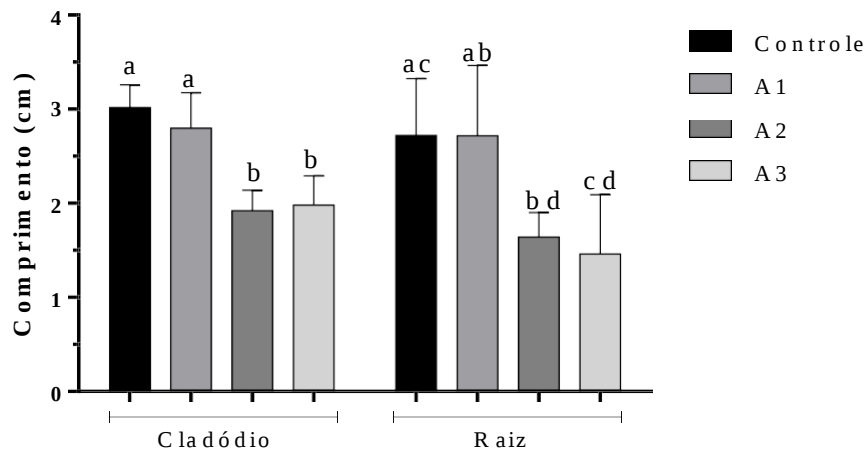


Figura 4: Ação alelopática da decomposição das folhas de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias sobre o crescimento dos órgãos vegetativos de indivíduos jovens de *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*. A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. N=5. Letras diferentes apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade ($a > b > c > d$).

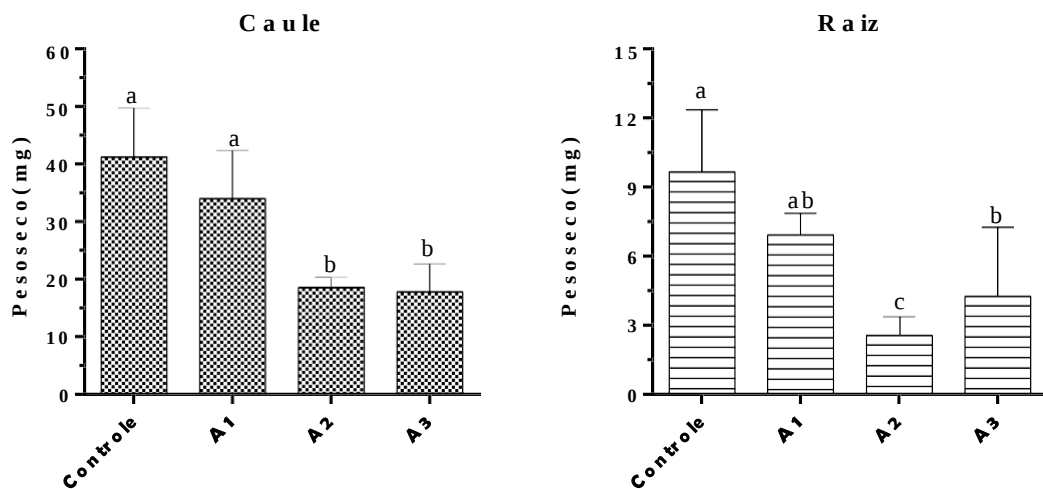


Figura 5: Ação alelopática da decomposição das folhas de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias sobre o peso seco dos órgãos vegetativos de *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*. A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. N=5. Letras diferentes apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade ($a > b > c$).



Figura 6: Indivíduos de *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* submetidas à ação alelopática da decomposição foliar de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias. Cada quadrado apresenta uma área de 1 cm². CK: Controle, A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg.

O comprimento dos cladódios de *P. gounellei* subsp. *gounellei* foi pouco afetado pela ação alelopática de *M. suaveolens* (Figura 7 e 9), por outro lado, a biomassa de *P. gounellei* subsp. *Gounellei*, foi significativamente reduzida (Figura 8 e 9), sendo similar o estiolamento, em que a planta cresce, mas não investe recursos energéticos em sua biomassa. As raízes de *P. gounellei* subsp. *gounellei* foram afetadas pelas altas concentrações da folha no solo, como mostrado na Figura 7, em que o tratamento A3 ($0,62 \pm 0,17$ cm, $1,55 \pm 0,37$ mg) difere estatisticamente do controle ($1,175 \pm 0,17$ cm, $5,75 \pm 2,98$ mg) tanto em crescimento (cm) quanto em biomassa (mg). Um fato interessante, é que a maior concentração foi capaz de inibir o aparecimento dos espinhos das plantas jovens de *P. gounellei* subsp. *gounellei* (Figura 9).

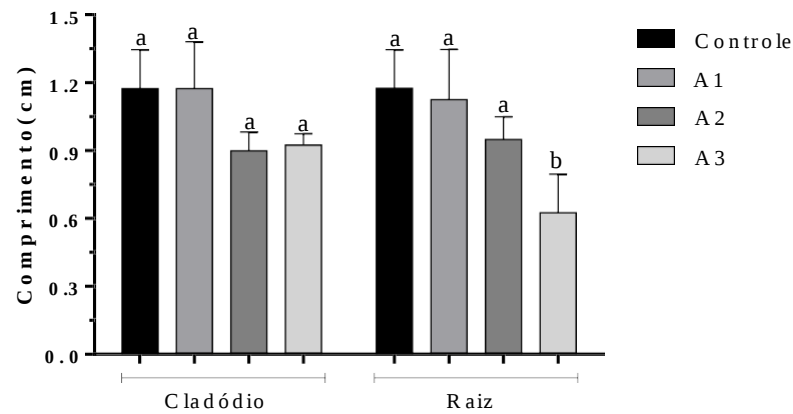


Figura 7: Ação alelopática da decomposição das folhas de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias sobre o crescimento dos órgãos vegetativos de indivíduos jovens de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*. A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. N=5. Letras diferentes apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade (a>b).

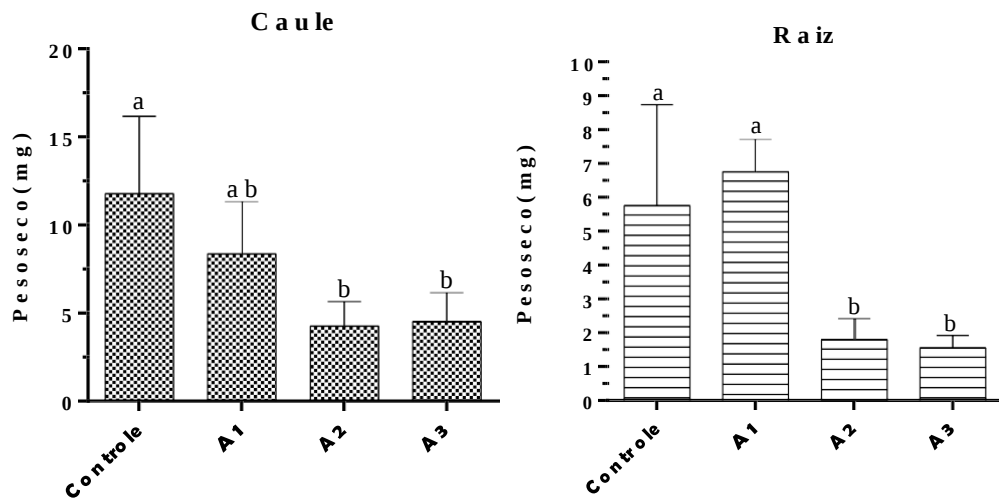


Figura 8: Ação alelopática da decomposição das folhas de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias sobre o peso seco dos órgãos vegetativos de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*. A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. N=5. Letras diferentes apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade (a>b).

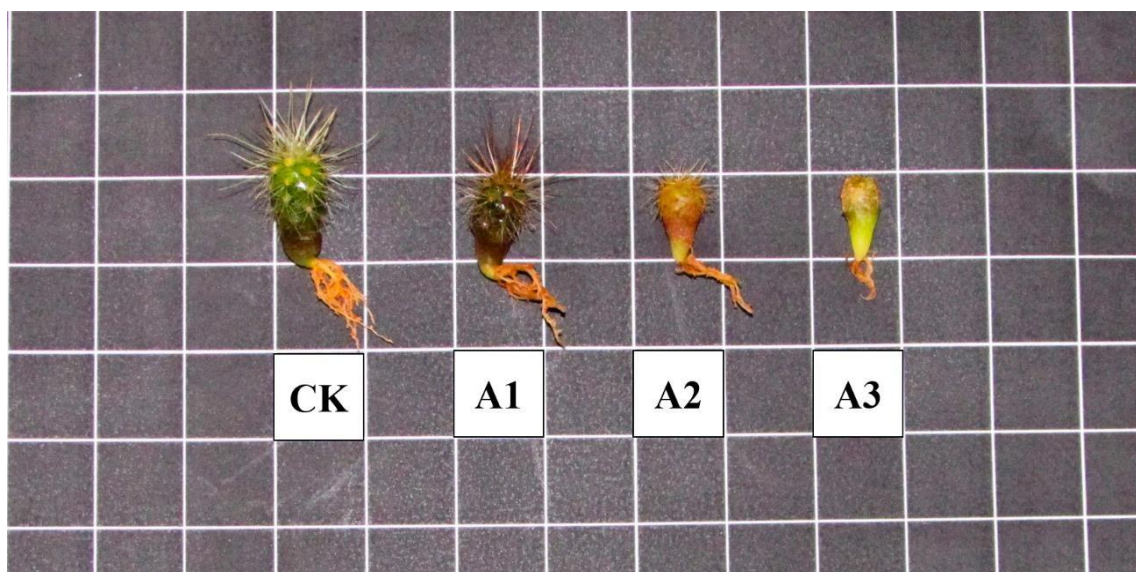


Figura 9: Indivíduos de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei* submetidas à ação alelopática da decomposição foliar após 120 dias de *Mesosphaerum suaveolens*. Cada quadrado apresenta uma área de 1 cm². CK: Controle, A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg.

Assim como na germinação das sementes, *M. suaveolens* teve autotoxicidade para o crescimento das plantas jovens, principalmente para o crescimento dos caules, pois desde a menor concentração (3,3 g/Kg) foi possível observar que houve redução no comprimento e no peso seco (Figura 10 e 11). Quanto ao comprimento, o caule no grupo controle apresentou um tamanho de $10,07 \pm 0,98$ cm, de forma que a decomposição das folhas reduziu para $2,6 \pm 0,52$ cm no tratamento de maior concentração (Figura 10). Assim como o caule, as raízes tiveram uma redução significativa no seu crescimento e biomassa, sendo que no primeiro parâmetro a ação autotóxica diminuiu de $25,5 \pm 3,08$ cm (controle) para $13,72 \pm 1,79$ cm (A3). Refletindo assim na sua biomassa, como mostrado na figura 12, em que o grupo controle apresentou um peso seco de $114,45 \pm 32,17$ mg, e foi reduzido para $6 \pm 2,98$ mg no maior tratamento. Além do efeito redutor de comprimento e biomassa dos caules e raízes de *M. suaveolens*, foi evidenciado que os aleloquímicos foram capazes de afetar as folhas, reduzindo sua massa, em que o grupo controle apresentou $61,3 \pm 0,26$ mg de massa e o solo que apresentava maior quantidade de matéria orgânica reduziu para $0,63 \pm 0,20$ mg (Figura 11 e 12).

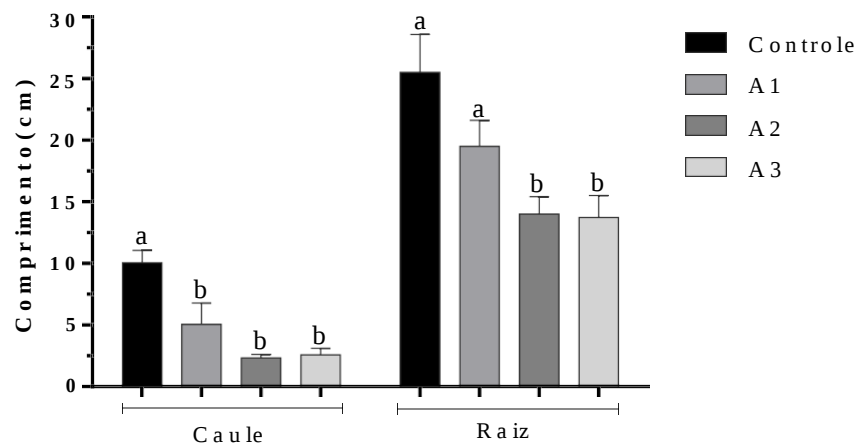


Figura 10: Ação alelopática da decomposição das folhas de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias sobre o crescimento dos órgãos vegetativos de indivíduos jovens de *Mesosphaerum suaveolens*. A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. N=5. Letras diferentes apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade (a>b).

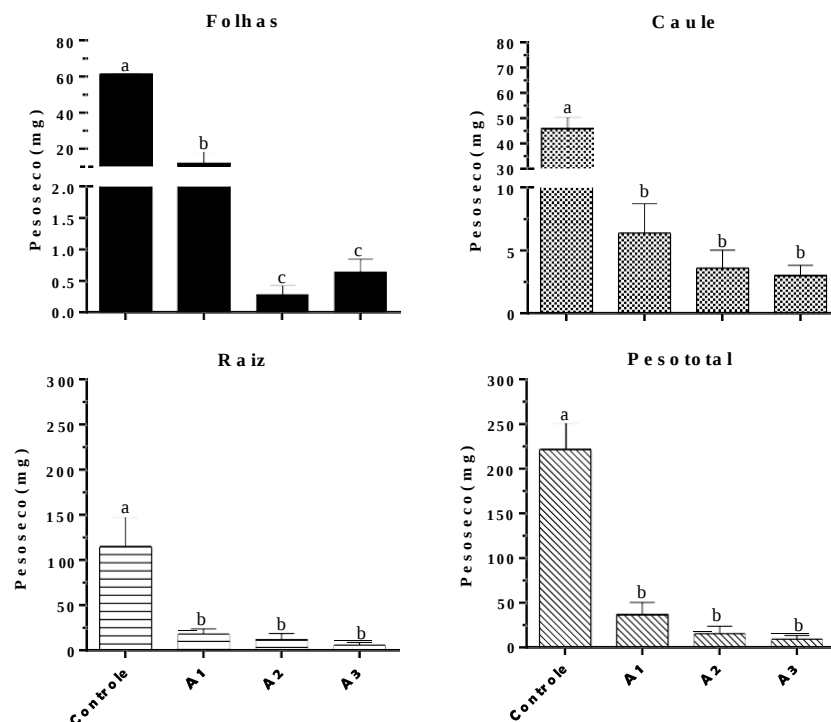


Figura 11: Ação alelopática da decomposição das folhas de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias sobre o peso seco dos órgãos vegetativos de *Mesosphaerum suaveolens*. A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. N=5. Letras diferentes apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade (a>b>c).



Figura 12: Indivíduos de *Mesosphaerum suaveolens* submetidas à ação alelopática da decomposição foliar após 120 dias de *Mesosphaerum suaveolens*. Cada quadrado apresenta uma área de 1 cm². CK: Controle, A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg.

2.4 Ação Alelopática da Área Foliar de *Mesosphaerum suaveolens*

Além da redução da biomassa das folhas de *M. suaveolens*, a espécie também resultou em uma diminuição de sua área foliar demonstrando mais uma vez o seu potencial autotóxico (Tabela 4). Seus indivíduos apresentaram no final dos bioensaios uma área foliar total de $15,03 \pm 0,59$ cm² para o grupo controle. Quando mensurados para os grupos com folhas da espécie adicionadas ao solo, essa área reduziu significativamente de modo dose dependente. Sendo que na menor concentração (3,3 g/Kg) a área foliar foi de $5,37 \pm 2,56$ cm², e a maior concentração a área foliar foi próxima de zero ($0,19 \pm 0,04$ cm²).

Tabela 4: Ação autotóxica da decomposição foliar após 120 dias de *Mesosphaerum suaveolens* na sua área foliar.

Tratamento	Área foliar (cm ²)
Controle	15,03±0,59a
A1	5,37±2,56b
A2	0,27±0,05c
A3	0,19±0,04c

Legenda: A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg. Letras diferentes na mesma coluna apresentam significância estatística a 95% de confiabilidade (a>b>c).

2.5 Efeito da decomposição foliar de *Mesosphaerum suaveolens* no Conteúdo de Clorofila

Além dos efeitos no desenvolvimento, os aleloquímicos são capazes de alterar a fisiologia de espécies vegetais em níveis bioquímicos, como por exemplo o conteúdo de clorofila.

Isso pode ser observado para os indivíduos de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru*, em que o conteúdo de clorofila *a* foi afetado pelas concentrações de 13,3 g/Kg e 23,3 g/Kg dos tratamentos (Figura 13). Referente aos pigmentos clorofila *b* e carotenoides os aleloquímicos da espécie doadora não foram capazes de afetar significativamente.

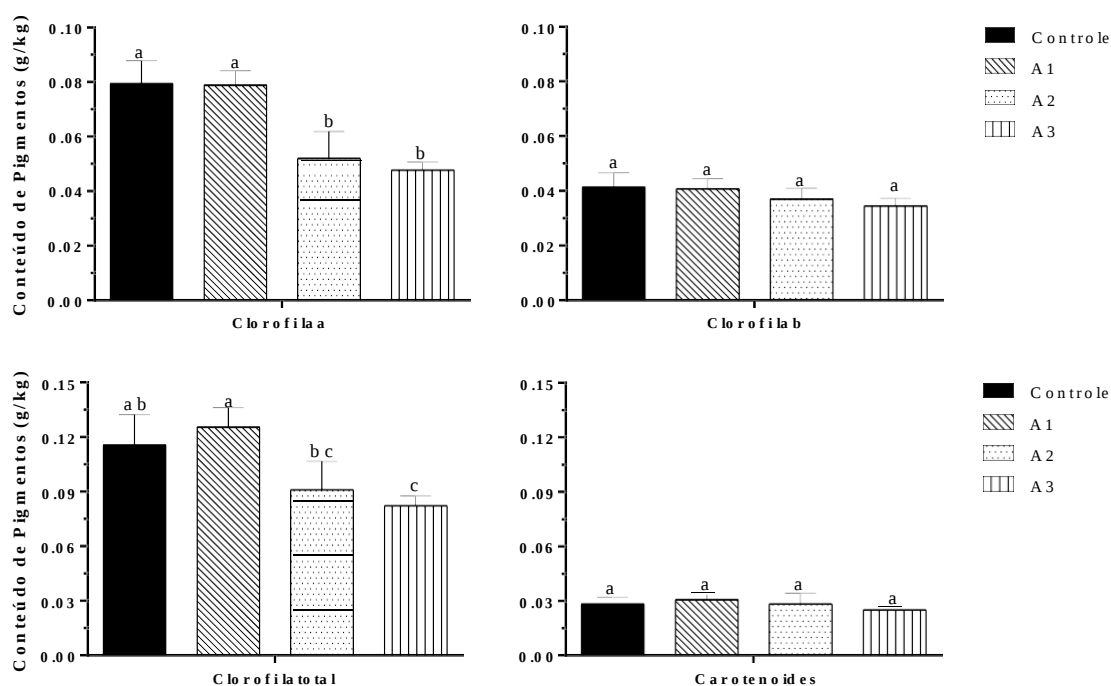


Figura 13: Efeitos da decomposição da serrapilheira de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias, no teor de clorofila de indivíduos jovens de *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru*. As médias com letras diferentes apresentam significância estatística (ANOVA One-Way, $P < 0,05$, $a > b > c$). A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg.

De acordo com a figura 14, os teores de pigmentos fotossintéticos de *P. gounellei* subsp. *gounellei* foram reduzidos quando submetidos à decomposição foliar da espécie doadora. O conteúdo de clorofila *a* teve uma redução de $0,105 \pm 0,022$ g/Kg (controle) para $0,037 \pm 0,008$ g/Kg no tratamento de 13,3 g/Kg. Enquanto que o teor de clorofila *b* reduziu de $0,054 \pm 0,007$ g/Kg para $0,031 \pm 0,006$ g/Kg na maior concentração de folhas decompostas.

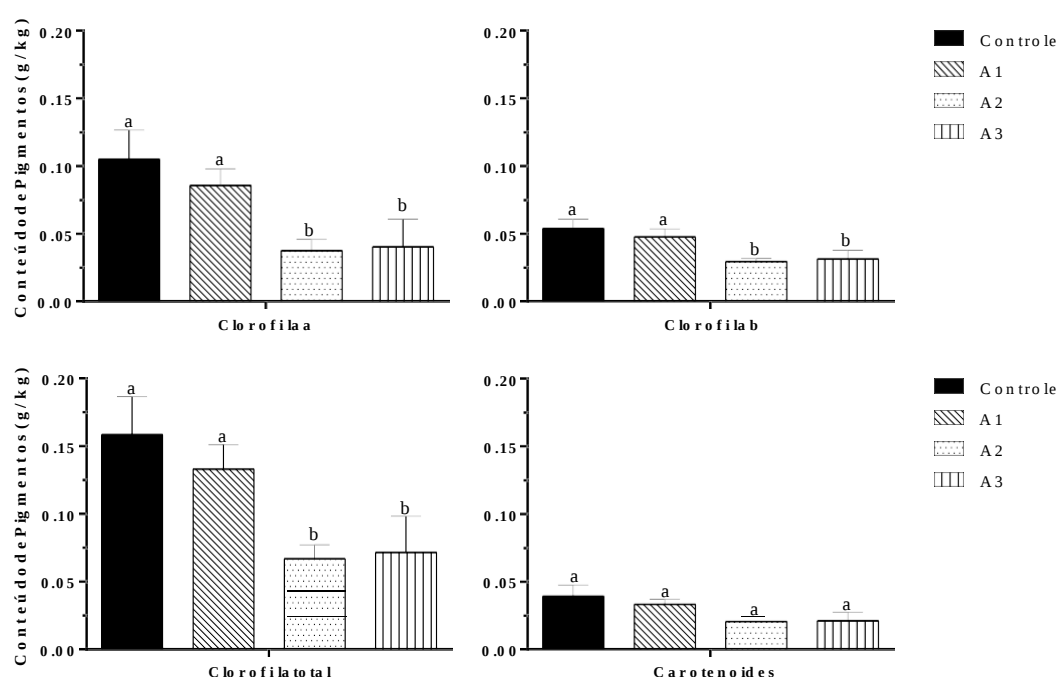


Figura 14: Efeitos da decomposição da serrapilheira de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias, no teor de clorofila de indivíduos jovens de *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*. As médias com letras diferentes apresentam significância estatística (ANOVA One-Way, $P < 0,05$, $a > b > c$). A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg.

O potencial autotóxico de *M. suaveolens* foi tão acentuado que afetou desde a clorofila *a*, clorofila total e até os carotenoides. Para o primeiro pigmento fotossintético, as folhas produziram, no grupo controle, um total de $0,928 \pm 0,027$ g/Kg sendo afetada em concentrações $\geq 13,3$ g/Kg, sendo que neste grupo o conteúdo foi reduzido para $0,278 \pm 0,089$ g/Kg. Referente à quantidade de carotenoides, a maior concentração reduziu o teor de $0,258 \pm 0,064$ g/Kg (controle) para $0,068 \pm 0,047$ g/Kg (Figura 15).

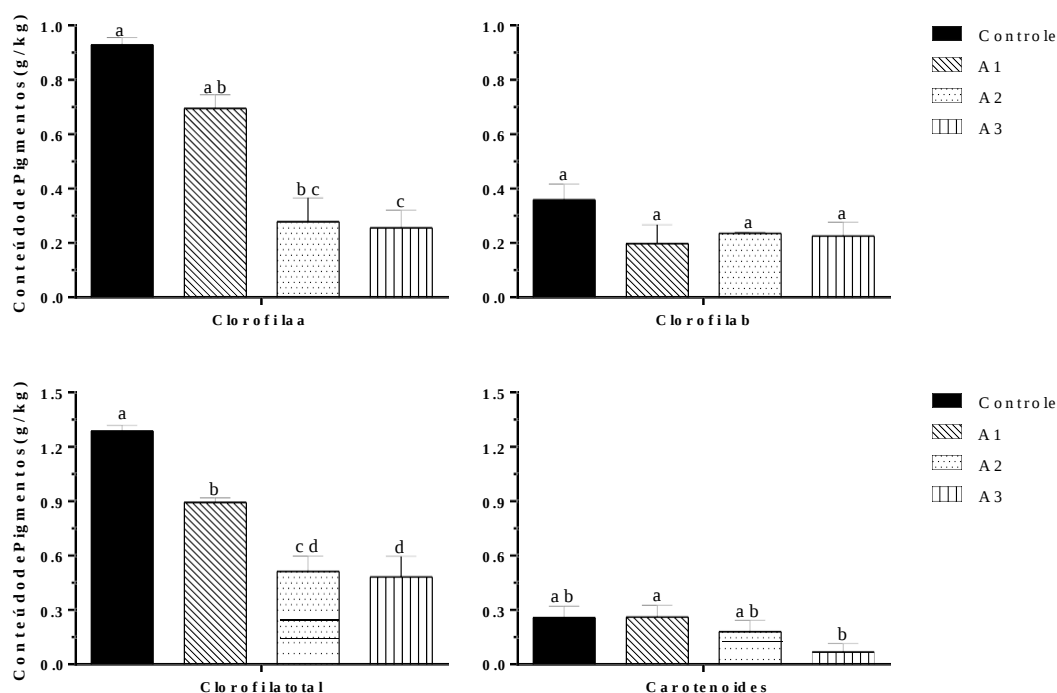


Figura 15: Efeitos da decomposição da serrapilheira de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias, no teor de clorofila de indivíduos jovens de *Mesosphaerum suaveolens*. As médias com letras diferentes apresentam significância estatística (ANOVA One-Way, $P < 0,05$, $a > b > c > d$). A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg.

2.6 Análise físico-química do solo

De acordo com a tabela 5, as folhas de *M. suaveolens* afetaram a concentração de alguns nutrientes. Sendo que a presença das folhas aumentou a quantidade de cálcio (Ca), magnésio (Mg) e potássio (K) do solo em quantidades significativas. Entretanto, o micronutriente Alumínio (Al) foi afetado de modo que houve diminuição no solo sendo que no grupo controle o nutriente estava presente em $3,61 \text{ cmolc/dm}^3$ sendo diminuído para $3,00 \text{ cmolc/dm}^3$. Quanto ao pH do solo, as folhas não afetaram significativamente, de forma que a interferência na germinação e crescimento devido ao pH foram descartadas. Com a adição das folhas de *M. suaveolens*, foi observado que a saturação por base (V) desse solo foi de um solo distrófico (pouco fértil) para um solo eutrófico (fértil) na maior concentração das folhas. Em alguns casos de solos distróficos é comum eles apresentarem teor de alumínio trocável muito elevado, chegando a apresentar saturação em alumínio (m%) superior a 50%, como é o caso do solo do grupo controle que não apresenta folhas.

Tabela 5: Análise de nutrientes no solo após 120 dias de decomposição.

Tratamento	pH	P	Ca	Mg	Na	K	Al	H	CTC	V	m
		mg/dm ³							cmolc/dm ³		%
Controle	4,80	2	0,50	3,40	0,14	0,44	4,80	3,61	12,9	35	52
A1	4,60	2	0,75	3,75	0,16	0,62	4,80	4,11	14,2	37	48
A2	4,90	2	1,50	3,50	0,15	0,70	3,75	5,48	15,1	40	39
A3	4,80	2	1,95	4,50	0,18	1,00	3,00	5,25	15,9	50	25

Legenda: A1: 3,3 g/Kg, A2: 13,3 g/Kg, A3: 23,3 g/Kg.

2.7 Análise fitoquímica do produto da decomposição foliar

O cromatograma da análise da decomposição da serrapilheira de *M. suaveolens* é mostrado na figura 16. Foram determinados um total de nove constituintes, dos quais cinco são diterpenos (C₂₀), três são triterpenos (C₃₀) e um dos constituintes é oriundo do metabolismo primário (Tabela 6). Quando comparado ao grupo controle (Figura 17), a principal mudança é quanto a quantidade de matéria orgânica, observada no pico 1, este corresponde a um açúcar com *m/z* de 179,0554 (C₆H₁₁O₆), oriundo do metabolismo primário. Desta forma a decomposição das folhas aumentou a quantidade de matéria orgânica no solo.

O composto 2 representa um diterpeno (C₂₀H₂₉O₅) de *m/z* 349,2026, também identificado por Högner et al. (2013). Quanto aos demais diterpenos, Glaucocalixina A (C₂₀H₂₈O₄), Isômero de Rosmanol (C₂₀H₂₇O₅), Carnosol (C₂₀H₂₇O₄) e Rosmaridifenol (C₂₀H₂₇O₃) foram identificados, respectivamente nos picos 3 (T_R: 6,65 min), 4 (T_R: 7,05), 5 (T_R: 7,71) e 7 (T_R: 11,66), respectivamente.

Por fim, a análise por UPLC mostrou que a decomposição as folhas de *M. suaveolens* liberou triterpenos no solo, os quais são conhecidos como importantes agentes alelopáticos. Dentre estes, o Ácido Urs-12,20(30)-dien-3 β ,7 β ,24-triol-28-oico (*m/z* 487,3453), o Ácido Ursólico (455,3546) e o Ácido Micromérico (453,3411) (Tabela 6).

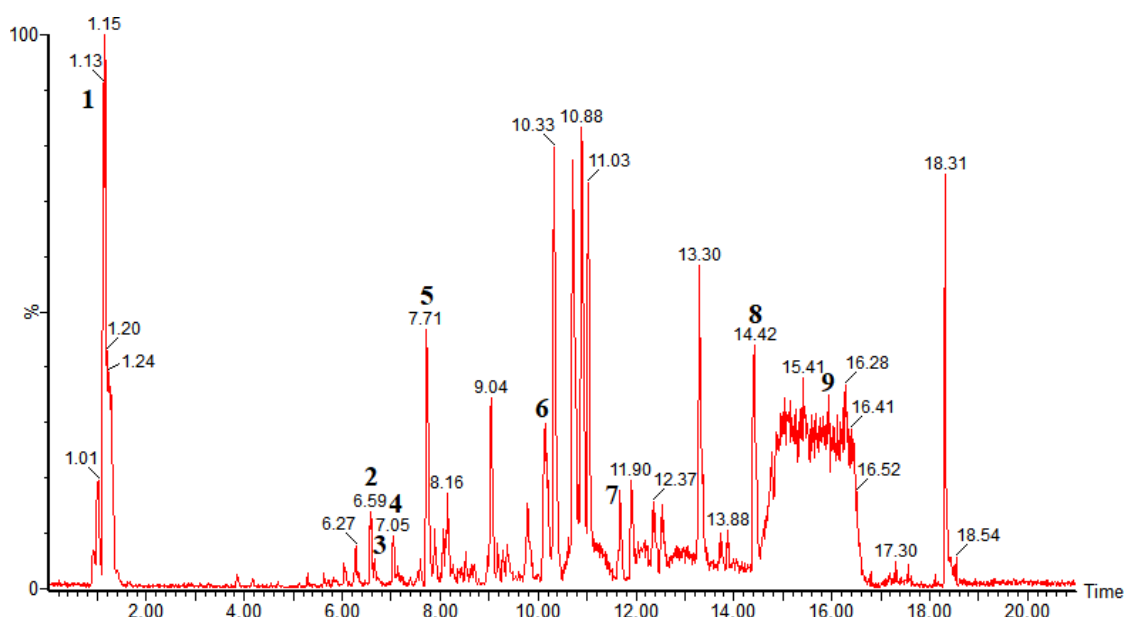


Figura 16: UPLC-MS no modo iônico negativo do extrato metanólico do solo de decomposição das serrapilheira de *Mesosphaerum suaveolens* após 120 dias.

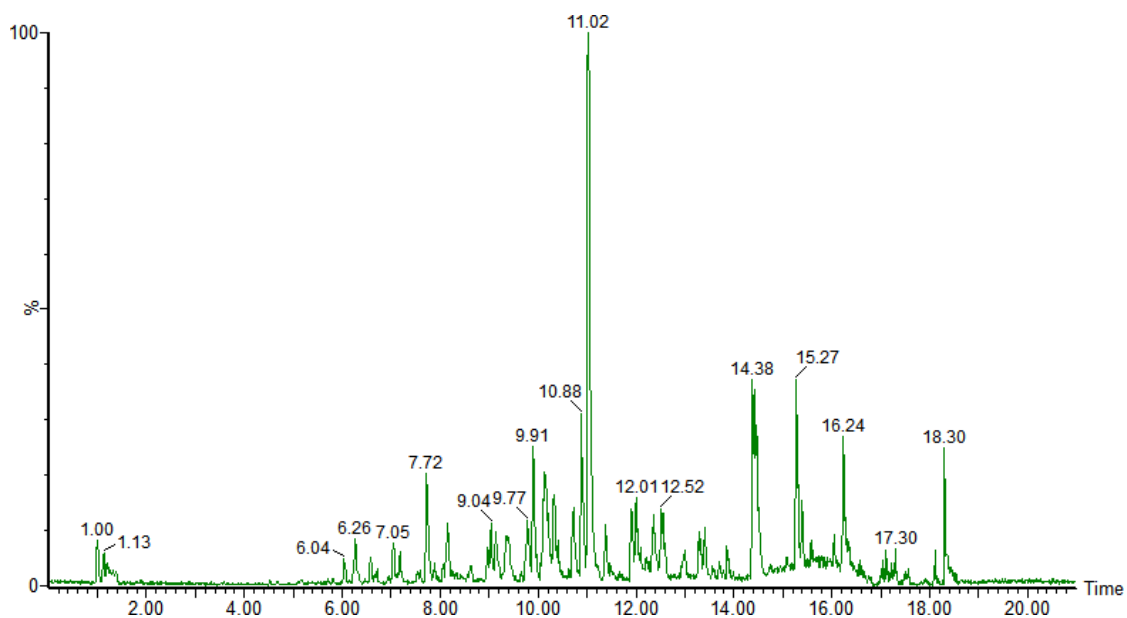


Figura 17: UPLC-MS no modo iônico negativo do extrato metanólico do solo controle.

Tabela 6: Componentes preliminarmente identificados no solo de caatinga onde ocorreu a decomposição foliar de *Mesosphaerum suaveolens*.

Nº Pico	Rt min	[M-H] ⁺ Observada	[M-H] ⁺ Calculada	Fragmentos Principais (intensidade %) m/z	Fórmula	Ppm	Composto	Referências
1	1,13	179,0554	179,0556	377,0839 (100), 341,1074 (74), 89,0226 (41), 379,0835 (38), 387,1146 (27), 683,2305 (25), 179,0556 (19)	C ₆ H ₁₁ O ₆	-1,1	Açúcar	Taamalli et al. (2015)
2	6,59	349,2026	349,2015	347,1865 (100), 285,1848 (28), 116,9274 (27), 348,1860 (23), 349,2011 (16)	C ₂₀ H ₂₉ O ₅	3,2	Diterpeno	Högner et al. (2013)
3	6,65	332,2078	332,2066	175,0410 (100), 332,2057 (72), 116,9302 (70), 693,2520 (51), 503,3399 (38)	C ₂₀ H ₂₈ O ₄	3,6	Glaucoalexina A	Chu et al. (2014)
4	7,05	347,1841	347,1858	349,2002 (100), 116,9302 (34), 350,1980 (18)	C ₂₀ H ₂₇ O ₅	-4,9	Isômero de Rosmanol	Koutsoulas et al. (2019)
5	7,71	331,1898	331,1909	331,1910 (100), 83,0501 (50), 116,9293 (23), 332,1968 (23)	C ₂₀ H ₂₇ O ₄	-3,3	Carnosol	Hossain et al. (2010)
6	10,11	487,3453	487,3424	487,3455 (100), 488,3496 (32), 116,9283 (19)	C ₃₀ H ₄₇ O ₅	6,0	Ácido Urs-12,20(30)-dien-3β,7β,24-triol-28-oico	Hung et al. (2018)
7	11,66	315,1962	315,1960	271,2050 (100), 116,9280 (71), 148,0862 (53), 441,3374 (42), 313,1790 (37), 485,3302 (34), 315,1960(28), 255, 2293 (23), 325,1823 (17)	C ₂₀ H ₂₇ O ₃	0,6	Rosmaridifenol	Borrás-Linares et al. (2014)
8	14,42	455,3546	455,325	455,3548 (100), 456,3602 (33), 116,9301 (19)	C ₃₀ H ₄₇ O ₃	4,6	Ácido Ursólico	Borrás-Linares et al. (2014)
9	15,95	453,3411	453,3369	311,1695 (100), 183,0104 (67), 312,1734 (19)	C ₃₀ H ₄₅ O ₃	9,3	Ácido Micromérico	Borrás-Linares et al. (2014)

3 DISCUSSÃO

Os resultados mostraram que a decomposição das folhas de *M. suaveolens* afetaram de modo diferente o crescimento das espécies alvo, sendo mais significativo para *Cereus jamacaru* subsp. *jamacaru* do que para *Pilosocereus gounellei* subsp. *gounellei*. Apesar das duas espécies apresentarem uma relação filogenética próxima, os efeitos dos aleloquímicos afetaram de maneira distinta as espécies (Sodaeizadeh et al., 2010). Associado a isto, cada espécie tolera a ação dos aleloquímicos de maneiras diferentes, podendo evitá-los ou apenas tolerar alguns níveis de fitotoxicidade (Orcutt; Nilsen, 2000).

A germinação das sementes dos cactos sofreu interferência dos aleloquímicos liberados na decomposição foliar. Tal efeito pode ser observado na quantidade de sementes germinadas, bem como na velocidade e sincronia da germinação das sementes. Estes dois últimos são fatores cruciais em ambientes de florestas tropicais sazonalmente secas, pois neste bioma há irregularidade temporal na distribuição das chuvas, consequentemente as sementes que atrasarem sua germinação estarão em desvantagens, devido à disponibilidade de água nesses ambientes apresentarem uma limitação espaço-temporal (Lima; Meiado, 2017; Lima; Meiado, 2018).

Além da germinação, os aleloquímicos podem atuar pós-germinação por diversos meios para ocasionar um efeito no vegetal. Tais meios podem ter alterações na divisão, alongamento e estrutura das células, mudanças na permeabilidade da membrana, produção de hormônios de crescimento, absorção de água e nutrientes, respiração, fotossíntese, indução ao estresse oxidativo, síntese de proteínas e ácidos nucleicos (Rice, 2012; Yan et al., 2015). *Mesophaerum suaveolens* afetou significativamente os conteúdos de clorofila dos cactos, tal pigmento tem a capacidade de transformar a energia luminosa do sol em energia química na forma de carboidratos através da fotossíntese (Fu et al., 2019; Li et al., 2013). Com essa redução no conteúdo de clorofila, diminui a capacidade do vegetal de realizar o processo fotossintético, como consequência os cactos não geram compostos orgânicos suficientes através da fotossíntese para o seu crescimento, como pode ser evidenciado no tanto no peso seco, quanto tamanho de seus órgãos vegetativos.

Nos ensaios de autotoxicidade, as plantas de *M. suaveolens* tiveram, além da diminuição da clorofila *a*, uma redução no teor de carotenoides devido à sua autotoxicidade. Estes não são apenas pigmentos fotossintéticos, mas também um grupo de substâncias com potencial antioxidante, de forma que exercem um papel de inibidor de espécies reativas de oxigênio (ERO's), ou seja, impedem a oxidação de membranas, DNA, RNA e demais componentes

celulares, protegendo assim os cloroplastos. Quando os carotenoides estão em baixas quantidades, as folhas podem sofrer ação das ERO's, ou seja sofrem danos oxidativo, que subsequentemente levam à separação da membrana plasmática da célula e ruptura do cloroplasto (Efeoğlu et al., 2009; Uenojo et al., 2007; Zhang et al., 2016). Tal efeito nos cloroplastos reduz a quantidade de fótons, doadores de elétrons e receptores de elétrons no fotossistema, além de diminuir o rendimento quântico da fotoquímica do PSII, como consequência temos a redução da taxa fotossintética (Chen et al., 2018; Hussain et al., 2017; Uddin et al., 2012;).

Os resíduos das folhas de *M. suaveolens* também foram capazes de afetar negativamente parâmetros de crescimento de outras espécies, como por exemplo *Parthenium hysterophorus* L. (Asteraceae), tal efeito deve-se à diminuição do teor de clorofila, açúcar, proteínas e lipídios, ocasionados pelos aleloquímicos da espécie ruderal (Kapoor, 2011). Tal efeito alelopático a nível fisiológico também pode ser ocasionado pelos compostos produzidos e liberados durante o desenvolvimento por meio da lixiviação, como encontrado no trabalho de Roa e Singh (2015). Estes ao tratarem *Pisum sativum* L. var. AP3 (Fabaceae) com lixiviados das partes aéreas de *M. suaveolens*, constaram que as soluções continham aleloquímicos que afetaram a quantidade de pigmentos (clorofilas e carotenoides) das plântulas da espécie receptora, de modo a reduzir o crescimento das raízes e caulículos.

As folhas de *M. suaveolens* produzem uma alta variedade de compostos os quais ainda estão presentes após a sua senescência (Bezerra et al., 2018), de forma que são liberados durante a decomposição da serrapilheira da espécie. Tal liberação afeta as populações de microrganismos do solo podendo inibir a simbiose entre árvores e fungos, acarretando danos no desenvolvimento dos vegetais (Huang et al., 2019; Rose et al., 1983).

Dentre os constituintes químicos liberados das folhas de *M. suaveolens*, foram identificados principalmente diterpenos e triterpenos, os quais estão envolvidos com a ação alelopática observada nos cactos. O primeiro grupo de metabólicos secundários destaca-se por seus constituintes atuarem de diversos modos nos vegetais, podendo inibir a síntese de clorofila, como observado em nosso estudo, podem diminuir a produção de hormônios de crescimento e a indução de turgências nas raízes (Kong, 2005). O diterpeno Glauocalixina A liberados pelas folhas é um aleloquímico capaz de ocasionar efeitos deletérios em raízes por meio de estresses oxidativos (Yang et al., 2014), podendo ter atuado de modo isolado ou sinérgico nas raízes dos cactos e da própria espécie.

Ecologicamente, os triterpenos (C_{30}) apresentam funções importantes para os vegetais, tais como o auxílio na retenção de água na planta na participação da constituição de ceras epicuticulares (Oliveira et al., 2003; Oliveira; Salatino, 2000) e na ação alelopática do vegetal (González-Coloma et al., 2011). Para este caso, os constituintes atuam a nível celular, os quais influenciam a integridade das membranas das células, bem como inibem a mitose, consequentemente os vegetais alvos de tais compostos apresentam lento desenvolvimento (Yang et al., 2014). Os três triterpenoides identificados neste estudo (Ácido Urs-12,20(30)-dien-3 β ,7 β ,24-triol-28-oico, Ácido Ursólico e Ácido Micromérico) podem estar ligados diretamente ao efeito alelopático, visto que todas as espécies receptoras tiveram atrasos no seu desenvolvimento quando comparados com o grupo controle.

A Caatinga, tem como característica altas taxas de deposição de serrapilheira, tornando essa uma das principais fontes de nutrição mineral da planta por meio da decomposição. Entretanto, a liberação simultânea de nutrientes e aleloquímicos podem afetar de modo inevitável o crescimento da planta por meio da sua autotoxicidade (Mazzoleni et al., 2007). Neste estudo, apontamos que *M. suaveolens*, ocorrente na Caatinga, apresenta autotoxicidade por meio da decomposição de sua serrapilheira, alguns autores associam tal efeito à regulação da densidade da população para evitar o superpovoamento da espécie devido a competição intra-específica (McNaughton 1968; Perry et al., 2005; Singh et al., 1999). Além da autotoxicidade por meio da decomposição, Kumari e Prasad (2018) demonstraram que lixiviados das folhas jovens de *M. suaveolens* são capazes de inibir a germinação de suas sementes, bem como retardar o crescimento das radículas de plântulas da espécie. No mesmo estudo, os pesquisadores demonstraram que os lixiviados da espécie também eram capazes de afetar a germinação e desenvolvimento de *Parthenium hysterophorus* L., *Senna uniflora* (Mill.) H.S. Irwin and Barneby, demonstrando assim, que a espécie já produz e libera seus aleloquímicos antes mesmo do início da senescência.

Essa autotoxicidade observada pode ser devido a três fatores principais destacados por Huang et al. (2019), sendo o primeiro a ação dos aleloquímicos em níveis fisiológicos, alterando a fotossíntese e sistemas de defesa das plantas, posteriormente, os autores realçam que os compostos liberados pelas espécies podem inibir a absorção de nutrientes, bem como alterar a atividade enzimática do solo. Por fim, essas substâncias podem alterar os microecossistemas da rizosfera, afetando, principalmente, o crescimento das plântulas (Feng et al., 2019).

A serrapilheira de *M. suaveolens* aumentou a quantidade de nutrientes no solo, logo, era de se esperar que as plantas aumentassem seu desenvolvimento quando comparadas com o

grupo controle. Por outro lado, os aleloquímicos presentes nas folhas quando incorporados ao solo, diminuem ou inibem a absorção de minerais pelas plantas (Jabran et al., 2013). Tal efeito ocorre em consequência do aumento da capacidade de troca de cátion (CTC), em que o aumento de tal parâmetro é responsável pela redução da lixiviação de nutrientes essenciais das plantas (Fageria, 2012). Tal efeito pode ser observado por meio da diminuição do crescimento das plantas, como observado para as três espécies receptoras.

Durante a decomposição das folhas de uma espécie de potencial alelopático, como *M. suaveolens*, os aleloquímicos são incorporados no solo, portanto o principal fator que determina a atividade fitotóxica dos aleloquímicos é a concentração de água no solo, visto que os compostos serão transportados para o interior da planta dissolvidos nela (Scavo et al., 2019). No solo, esses compostos serão submetidos a processos de retenção, transformação e transporte. Na retenção, os aleloquímicos interagem com as partículas do solo por meio da adsorção, podendo também interagir com sesquóxido de Fe³⁺, Al³⁺ e Mn, matéria orgânica, e como demonstrado aqui, a deposição das folhas de *M. suaveolens* aumentou significativamente a quantidade de matéria orgânica no solo. Posteriormente, na transformação, os aleloquímicos adsorvidos no solo, são submetidos a processos bioquímicos realizados pelas populações microbianas presentes no solo, transformando os aleloquímicos em compostos mais ativos, menos ativos, ou até mesmo inativos. Após a retenção e a transformação, os aleloquímicos começam a ser transportados (Scavo et al., 2019).

Sodaeizadeh et al., (2010) realizaram experimentos de alelopatia similares com a decomposição de *Peganum harmala* L. frente as plântulas de *Avena fatua* L. e *Convolvulus arvensis* L., e demonstraram que os aleloquímicos estão presentes não somente nas folhas, mas podem estar em demais órgãos, como as raízes e o caule. Tal espécie assim como *M. suaveolens*, alterou as condições físico-químicas do solo com a adição de nutrientes. Outro estudo envolvendo a espécie aromática *Cinnamomum septentrionale* Hand.-Mazz., demonstrou que os seus terpenos liberados durante a decomposição são capazes de afetar o crescimento de *Eucalyptus grandis* W.Hill, sendo que tais constituintes afetam a quantidade de pigmentos fotossintetizantes da espécie (Huang et al., 2013). Em nosso estudo, demonstramos que a *M. suaveolens* também libera e incorpora ao solo terpenos que apresentam ações alelopáticas.

4 Metodologia

4.1 Coleta de Material botânico

Folhas de *M. suaveolens* ao término de sua senescência foram coletadas em junho de 2018 no município de Quixelô no estado do Ceará, sob coordenadas 6°14'22.40" S, 39°16'14.29" W (Figura 18). As folhas foram consideradas senescentes quando estavam destacadas naturalmente da planta-mãe ou que apresentavam coloração totalmente amarelada que se destacavam do indivíduo adulto sem a presença de exsudação. Posteriormente, as folhas foram acondicionadas em sacos plásticos até o momento de serem utilizadas para o processo de decomposição. As sementes maduras dessa espécie também foram coletadas no município de Quixelô em setembro de 2018 (Figura 18).

No mesmo município (Figura 1), em fevereiro de 2018 frutos em deiscência de *C. jamaru* subsp. *jamaru* (6°15'37.46" S, 39°13'14.24" W) e *P. gounellei* subsp. *gounellei* (6°15'37.35" S, 39°13'16.19" W) foram coletados a fim de suas sementes maduras serem extraídas. Após a extração, as mesmas foram acondicionadas em sacos de papel e mantidas sob refrigeração (10 °C) até a condução dos ensaios de fitotoxicidade. Os materiais testemunha foram depositados no Herbário Caririense Dárdano de Andrade-Lima – HCDAL da Universidade Regional do Cariri - URCA sob os seguintes *Voucher*: *C. jamaru* subsp. *jamaru* (HCDAL 12.513), *P. gounellei* subsp. *gounellei* (HCDAL 13.623) e *M. suaveolens* (HCDAL 12.104). As coletas foram autorizadas pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade – SISBIO, com número de protocolo 64034-6 e foram registradas no Sistema Nacional de Gestão do Patrimônio Genético e do Conhecimento Tradicional Associado (SisGen) sob cadastro A2A09F2.

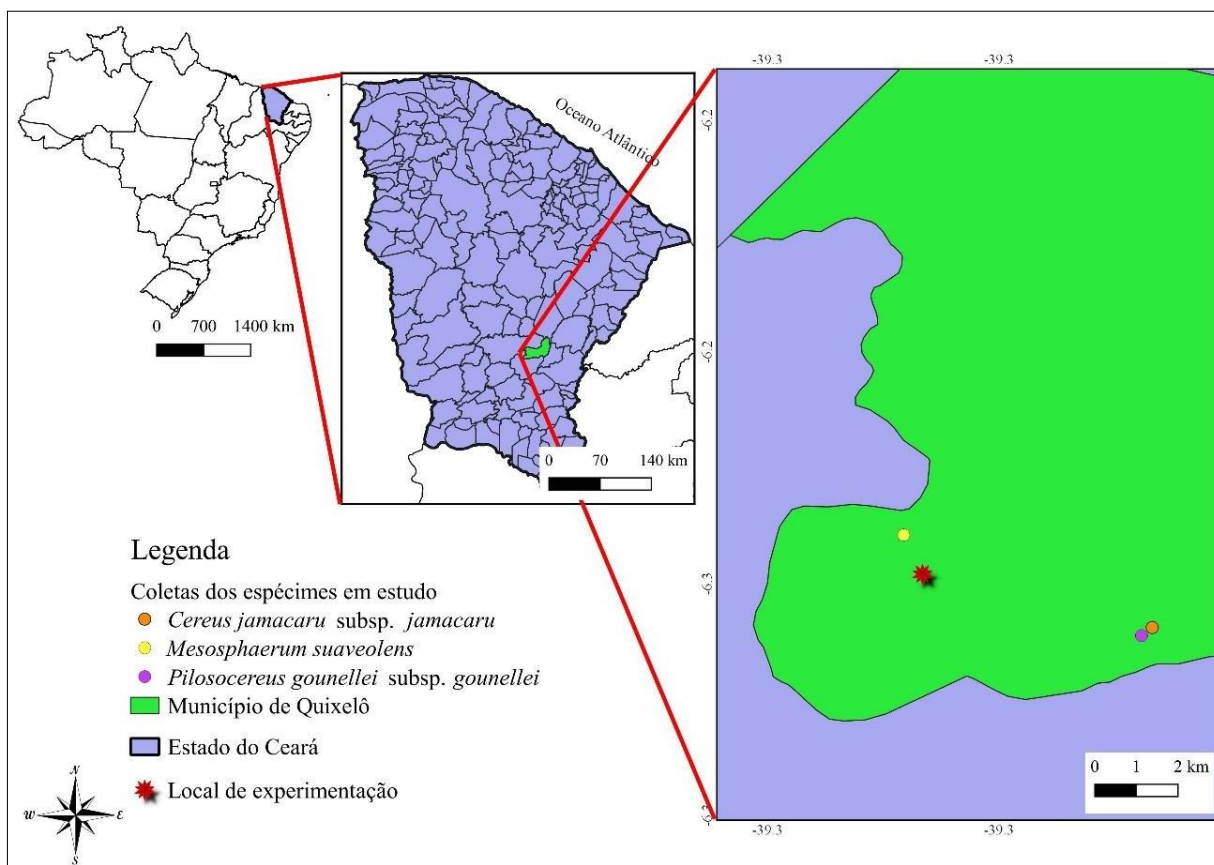


Figura 18: Mapa de locais de coleta das espécies em estudo.

4.2 Coleta do solo

O solo utilizado para o processo de decomposição foliar foi o do horizonte A, o qual as sementes germinam e vivem os organismos decompositores. O local de coleta foi na mesma área onde havia a presença das Cactaceae utilizadas nesse estudo. Sendo o solo previamente avaliado quanto à ação dos aleloquímicos presentes nele sobre a germinação de sementes de *C. jamacaru* subsp. *jamacaru* e *P. gounellei* subsp. *gounellei* e constatou que o mesmo não interferiu na germinação dos cactos, visto que houve uma germinabilidade >90%.

4.3 Decomposição foliar

As folhas de *M. suaveolens* foram misturadas ao solo nas concentrações de 0 (Controle), 3,3 (A1), 13,3 (A2) e 23,3 (A3) g de folhas por Kg de solo de Caatinga. Essas concentrações são baseadas na quantidade anual de serrapilheira (3,5 t/ha) que *M. suaveolens* libera no ambiente (Huang et al., 2013). Após a mistura das folhas com o solo, o material foi posto em

sacos de malha fina e acondicionados em uma área de 10 m² de Caatinga (6°14'52.88" S, 39°15'59.63 W) no município de Quixelô para ocorrer a decomposição durante 120 dias.

4.4 Análise físico-química do solo

Após a decomposição, todas as amostras de solo (Controle, A1, A2 e A3) foram quantificadas quanto seus nutrientes, sendo os macronutrientes o Fósforo (P), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg) e o Potássio (K), e os micronutrientes o Sódio (Na) e o Alumínio (Al). Além disso, foi mensurado o pH, a capacidade da troca de cátion (CTC), a capacidade da saturação de base (V) e a saturação de alumínio (m). Para tanto, referente ao pH, a medição do potencial eletronicamente foi por meio de eletrodo combinado imerso em suspensão solo:líquido (1:2,5). Todos os nutrientes foram analisados de acordo com o Manual de Métodos de Análise de Solo da Embrapa (Donagema et al., 2011).

4.5 Análise fitoquímica

4.5.1 Preparo dos extratos

Os extratos orgânicos foram obtidos de acordo com Huang et al. (2013) com alterações. Após o período de decomposição, o solo foi isento de partículas de folhas, sendo submetido a extração de compostos orgânicos. Como as plantas absorvem somente compostos de natureza polar, inicialmente os compostos apolares foram extraídos do solo por meio de extração exaustiva com n-hexano (1:1 p/v), o qual foi misturado ao solo durante 96 hrs, em seguida foi filtrado separando a parte líquida da sólida. Esta foi seca e submetida novamente a extração com metanol para a obtenção de compostos polares. Após a filtração, o solvente foi eliminado usando um rotoevaporador (modelo Q-344B, Quimis, Diadema, Brasil). O solo do grupo controle também foi submetido ao mesmo procedimento.

4.5.2 Identificação de compostos por cromatografia líquida ultraperformance acoplada a espectrometria de massas (UPLC – QTOF-MS/MS)

O extrato metanólico da decomposição das folhas de *M. suaveolens* (EMMS) e o extrato do grupo controle foram diluídos em acetonitrila (1 mg/mL) e filtrados através de filtros de seringa (PTFE, poro de 0,2 µm e diâmetro de 13 mm, Millipore Millex). Cada amostra foi injetada (5 µL) no sistema UPLC (Waters Co., Milford, MA, EUA). A análise UPLC instrumental foi realizada em uma coluna ACQUITY UPLC BEH (150 mm × 2,1 mm, 1,7 µm,

Waters Co.) em um sistema UPLC Waters Acquity. A temperatura da coluna foi ajustada para 40 °C. O sistema de eluição com gradiente binário consistia em 0,1% de ácido fórmico em água (A) e 0,1% de ácido fórmico em acetonitrila (B), com um gradiente linear de 2 a 95% de B (0–15 min) e uma vazão de 0,4 mL/min (Andrade et al., 2019; Santos et al., 2019).

O modo ESI- foi adquirido na faixa de 110-1180 Da, temperatura da fonte fixa a 120 °C, temperatura de dessolvatação 350 °C, fluxo do gás dessolvatação de 500 L/h, cone de extração de 0,5 V, voltagem capilar de 2,6 kV. O modo de aquisição foi MSE. O instrumento foi controlado pelo software Masslynx 4.1 (Waters Corporation). As atribuições precisas de massa e fórmula molecular foram obtidas com o software MassLynx 4.1 (Waters MS Technologies). Os dados eram de grau comparativo com os prescritos na literatura em nível de família botânica (Lamiaceae). A identificação dos picos foi determinada pelos valores de m/z .

4.6 Teste de germinação

Inicialmente, as sementes foram desinfetadas com hipoclorito de sódio a 5% durante 5 minutos e lavadas em água corrente durante o mesmo tempo. Para os bioensaios, após cada período de decomposição das folhas, o solo foi disposto em bandejas de polietileno e as sementes foram distribuídas em cada célula. O experimento foi realizado em quadruplicata com 200 sementes por tratamento. Foram realizadas leituras diárias durante 15 dias, e foram consideradas como emergidas quando havia a emergência do hipocótilo e as regas foram diárias de acordo com a capacidade de campo do solo (Bezerra, 2018).

4.7 Variáveis Analisadas

4.7.1 Germinabilidade (%)

A porcentagem de germinação das sementes, também conhecida por germinabilidade, corresponde à proporção do número de sementes que produziram mudas classificadas como normais e apresentaram suas estruturas essenciais, como sistema radicular (raiz primária), brotação (hipocótilo ou epicótilo), gemas terminais e cotilédones. Os valores percentuais foram obtidos pela fórmula: $GP = (N/A) \times 100$. Onde: **N** refere-se ao número total de sementes germinadas no final do experimento e **A** refere-se ao número total de sementes semeadas.

4.7.2 Índice de Velocidade de Emergência (IVE)

Para determinar o Índice de Velocidade de Emergência (IVE), foi adotada a fórmula de proposta por Maguire (1962): $IVE = E^1/N^1 + E^2/N^2 + \dots E^n/N^n$. Onde: E^1 , E^2 e E^n é o número de mudas normais emergidas computadas na primeira, segunda e última contagem, respectivamente; e N^1 , N^2 e N^n , é o número de dias desde a semeadura até a primeira, segunda e última contagem.

4.7.3 Tempo necessário para 50% de germinação (T_{50})

Foi calculado usando a fórmula criada por Coolbear, Francis e Grierson (1984): $T_{50} = t_i + (N/2 - n_i) * (t_j - t_i) / (n_j - n_i)$. Onde N é o número final de sementes germinadas, enquanto n_j e n_i são o número acumulado de sementes germinadas por contagens de tempo (t_j e t_i), respectivamente, onde $n_i < N/2 < n_j$.

4.8 Teste de desenvolvimento

Inicialmente as sementes foram desinfetadas, dispostas em placas de Petri com papel germitest umedecido e postas em câmara B.O.D. (*Biochemical Oxygen Demand*) a 30 °C com ciclo/claro escuro de 12 h (Meiado et al., 2016). Após a germinação das sementes, foram selecionadas aquelas com 2 mm de radículas. As plântulas foram transplantadas para potes plásticos contendo o solo com as folhas decompostas. Foram realizadas regas semanais de acordo com a capacidade de campo do solo controle. Após 90 dias de crescimento dos indivíduos de *M. suaveolens*, e 120 dias de crescimento dos cactos, foram analisados os seguintes parâmetros a fim de avaliar a fitotoxidade das folhas de *M. suaveolens*:

4.8.1 Comprimento, peso seco e área foliar

As plantas foram desenvasadas em água corrente e mensuradas quanto ao tamanho do caule e das raízes com o auxílio de um paquímetro digital. Posteriormente, os caules foram separados das raízes (e folhas no caso de *M. suaveolens*) e postos a secar em estufa a 105 °C durante 24 hrs, e posteriormente foram mensuradas suas massas (Huang et al., 2013). Além disso, para os indivíduos de *M. suaveolens*, foram calculadas a área foliar total dos indivíduos, para tanto, as folhas sem pecíolos foram destacadas de cada tratamento e digitalizadas em impressora, sendo calculada a área total no software ImageJ.

4.8.2 Conteúdo de clorofila

Afim de avaliar se os aleloquímicos de *M. suaveolens* atuam afetando os pigmentos fotossintéticos e acessórios, foram coletadas 100 mg de clorênquima fresco dos cactos e foram homogeneizados com CaCO_3 e 10 mL de acetona a 80%, sendo posteriormente centrifugados a $200\times g$ durante 3 minutos, sendo o sobrenadante coletado e submetido à leitura em aparelho espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 470, 646, 663 e 710 nm (Ritchie, 2008). O conteúdo de clorofila *a* e *b*, clorofila total e carotenoides foi calculado de acordo com Porra et al. (1989).

4.9 Análise estatística

Os testes de germinação foram realizados em quadruplicatas, enquanto que os de desenvolvimento foram em quintuplicatas. Foram calculadas as médias e o desvio padrão e foram comparadas por meio de análise de variância de uma via (ANOVA – One-Way), seguido do teste de Tukey a 95% de confiabilidade. Todos os dados foram analisados no software GraphPad Prism 6.0.

5 Conclusão

Este estudo demonstra que a ausência de plantas jovens de Cactaceae em ambientes colonizados por *M. suaveolens* apresenta relação com o efeito alelopático dos constituintes químicos das folhas liberados durante a sua decomposição. Tais efeitos são observados na germinabilidade, velocidade e sincronização da germinação das sementes, assim como em parâmetros pós-germinativos, tal como o crescimento, biomassa e conteúdo de pigmentos fotossintéticos e acessórios. Por fim, a ação alelopática ocorre dependente das concentrações, visto que as reduções nos crescimentos e germinabilidade aumentavam de acordo com o aumento da biomassa de folhas.

Referências

- Andrade, J.C., Silva, A.R.P., Santos, A.T.L., Freitas, M.A., Carneiro, J.N.P., Gonçalves, M.I.P., Morais-Braga, M.F.B., 2019. UPLC-MS-ESI-QTOF characterization and evaluation of the antibacterial and modulatory antibiotic activity of *Ziziphus joazeiro* Mart. aqueous extracts. *S Afric. J. Bot.*, 123(7), 105-112.
- Bezerra, J.W.A., Costa, A.R., Rodrigues, F.C., Cunha, F.A.B., Silva, V.B., Boligon, A.A., Anraku, M.M., 2018. *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (bamburral): planta medicinal com potencial antioxidante e rica em polifenóis. *R. Cub. P. Medic.*, 24(1), 1-15.
- Bezerra, J.W.A., Santos, M.A.F., Meiado, M.V., Linhares, K.V., Boligon, A.A., Leandro, C.S., Rodrigues, M.D.P., Silva, A.K.F., Silva, D.L., Bezerra, J.S., Silva, V.B., Silva, M.A.P., 2018. Allelopathy of Aromatic Species on the Germination of *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae). *J. Agr. Sci.*, 10(11), 337-348.
- Borrás-Linares, I., Stojanović, Z., Quirantes-Piné, R., Arráez-Román, D., Švarc-Gajić, J., Fernández-Gutiérrez, A., & Segura-Carretero, A., 2014. *Rosmarinus officinalis* leaves as a natural source of bioactive compounds. *Int. J. Mol. Sci.*, 15(11), 20585-20606.
- Chen, F., Liu, K., Xie, Z., Liu, M., Chen, C. Effects of decomposing leaf litter of *Leucaena leucocephala* on photosynthetic traits of *Cynodon dactylon* and *Medicago sativa*. *New. Forest.*, 49(5), 667-679.
- Coolbear, P., Francis, A., Grierson, D., 1984. The effect of low temperature pre-sowing treatment on the germination performance and membrane integrity of artificially aged tomato seeds. *J. Exp. Bot.*, 35(11), 1609-1617.
- Donagema, G.K., Campos, D.B., Calderano, S.B., Teixeira, W.G., Viana, J.M., 2011. Manual de métodos de análise de solo. *Embrapa Solos-Documentos* (INFOTECA-E).
- Edeoga, H.O., Omosun, G., Uche, L.C., 2006. Chemical composition of *Hyptis suaveolens* and *Ocimum gratissimum* hybrids from Nigeria. *Afr. J. Biotechnol.*, 5(10), 892-895.
- Efeoğlu B., Ekmekçi.Y., Çiçek N., 2009. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *S. Afr. J. Bot.*, 75(1), 34-42.
- Fageria, N.K., 2012. Role of soil organic matter in maintaining sustainability of cropping systems. *Commun. Soil. Sci. Plan.*, 43(16), 2063-2113.

- Feng, Y., Hu, Y., Wu, J., Chen, J., Yrjala, K., Yu, W., 2019. Change in microbial communities, soil enzyme and metabolic activity in a *Torreya grandis* plantation in response to root rot disease. *Forest Ecol. Manag.*, 432(1), 932–941
- Fu, Y.H., Quan, W.X., Li, C.C., Qian, C.Y., Tang, F.H., Chen, X.J., 2019. Allelopathic effects of phenolic acids on seedling growth and photosynthesis in *Rhododendron delavayi* Franch. *Photosynthetica.*, 57(2), 377-387.
- Gomes, V.G.N., Quirino, Z.G.M., Araujo, H.F.P., 2014. Frugivory and seed dispersal by birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Braz. J. Biol.*, 74(1), 32-40.
- Gomes, V.G.N., Meiado, M.V., Quirino, Z.G.M., Machado, I.C., 2016. Seed removal by lizards and effect of gut passage on germination in a columnar cactus of the Caatinga, a tropical dry forest in Brazil. *J. Arid. Environ.*, 135(12), 85-89.
- González-Coloma, A., López-Balboa, C., Santana, O., Reina, M., Fraga, B.M., 2011. Triterpene-based plant defenses. *Phytochem. Reviews.*, 10(2), 245-260.
- Högner, C., Sturm, S., Seger, C., Stuppner, H., 2013. Development and validation of a rapid ultra-high performance liquid chromatography diode array detector method for *Vitex agnus-castus*. *J. Chromatogr. B.*, 927(5), 181-190.
- Hossain, M.B., Rai, D.K., Brunton, N.P., Martin-Diana, A.B., Barry-Ryan, C., 2010. Characterization of phenolic composition in Lamiaceae spices by LC-ESI-MS/MS. *J. Agr. Food. Chem.*, 58(19), 10576-10581.
- Huang, X., Chen, J., Liu, J., Li, J., Wu, M., Tong, B., 2019. Autotoxicity Hinders the Natural Regeneration of *Cinnamomum migao* HW Li in Southwest China. *Forest.*, 10(10), 919-935.
- 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. Physiol. Bioch.*, 70(9), 411-417.
- Hung, L.Q., Thuong, P. T., Nguyen, H.T., 2018. A New Ursane-Type Triterpene from the Roots of *Salvia miltiorrhiza* Bunge. *Rec. Nat. Prod.*, 13(5), 429-433.
- Hussain. I., Singh, N.B., Singh, A., Singh, H., 2017. Allelopathic potential of sesame plant leachate against *Cyperus rotundus* L. *Ann. Agric. Sci.*, 15(1), 41–147

- Islam, A.K.M., Ohno, O., Suenaga, K., Kato-Noguchi, H., 2014. Suaveolic acid: A potent phytotoxic substance of *Hyptis suaveolens*. Sci. W. J., 2014(s/n), 1-6.
- Jabran, K., Farooq, M., Aziz, T., Siddique, K.H.M., 2013. **Allelopathy and crop nutrition**. In: Cheema ZA, FarooqM, Wahid A (eds) Allelopathy: current trends and future applications. Springer, Verlag Berlin Heidelberg, Germany, pp 337–348.
- Kapoor, R.T., 2011. Bioherbicidal Potential of Leaf-residue of *Hyptis suaveolens* on the Growth and Physiological Parameters of *Parthenium hysterophorus* L. Curr. R. J. Biolog. Sci., 3(4), 341-350.
- Kong, C.H., 2005. Allelopathy: Chemistry and Mode of Action of Allelochemicals. J. Environ. Qual., 34(4), 1453-1462.
- Koutsoulas, A., Čarnecká, M., Slanina, J., Tóth, J., Slaninová, I., 2019. Characterization of Phenolic Compounds and Antiproliferative Effects of *Salvia pomifera* and *Salvia fruticosa* Extracts. Molecules., 24(16), 2921-2938.
- Kumari, J.A., Prasad, P.R.C., 2018. Assessing the Allelopathy and Autotoxicity Effects of *Parthenium hysterophorus* L., *Senna uniflora* (Mill.) HS Irwin and Barneby and *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. Russian. J. B. Invas., 9(3), 290-298.
- Latif, S.G., 2017. Allelopathy and the role of allelochemicals in plant defence. Advances in Botanical Research. Vol. 82. Academic Press, 19-54.
- Li, Y.Q., Li, X., Hu, T.X., 2013. Effects of *Eucalyptus grandis* leaf litter decomposition on the growth and photosynthetic characteristics of *Eremochola ophiuroides*. Act. Prat. Sin., 22(3), 169–176.
- Lima, A.T., Meiado, M.V., 2018. Effect of hydration and dehydration cycles on *Mimosa tenuiflora* seeds during germination and initial development. S Afric. J. Bot., 116(5), 164-167.
- Lima, A.T., Meiado, M.V., 2017. Discontinuous hydration alters seed germination under stress of two populations of cactus that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. Seed. Sci. Res., 27(4), 292–302
- Lucena, C.M., Ribeiro, J.E., Nunes, E.N., Meiado, M.V., Quirino, Z.G., Casas, A.L.E., Lucena, R.F., 2015. Distribuição local de *Cereus jamacaru* Dc. subsp. *jamacaru* e *Pilosocereus pachycladus* F. Ritter subsp. *pernambucoensis* (F. Ritter) Zappi (Cactaceae) e sua relação com uma comunidade rural no município do Congo, Paraíba. Gaia. Scie., 9(2), 97-103.

- Maguire, J.D., 1962. Speed of germination aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop. Sci.*, 2(2), 176-77.
- Mazzoleni, S., Bonanomi, G., Giannino, F., Rietkerk, M., Dekker, S., Zucconi, F., 2007. Is plant biodiversity driven by decomposition processes? An emerging new theory on plant diversity. *Community, Ecol.*, 8(1), 103-109.
- McNaughton, S.J., 1968. Autotoxic feedback in relation to germination and seedling growth in *Typha latifolia*. *Ecology.*, 49(2), 367-369.
- Meiado, M.V., Albuquerque, L.S.C., Rocha, E.A., Rojas-Aréchiga, M., Leal, I.R., 2010. Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. *Plant. Spec. Biol.*, 25(2), 120-128.
- Meiado, M.V., Machado, M.C., Zappi, D.C., Taylor, N.P., Siqueira-Filho, J.A., 2015. Ecological attributes, geographic distribution and endemism of cacti from the São Francisco watershed. *Gaia. Scie.*, 9(2), 40-53.
- Meiado, M.V., Rojas-Aréchiga, M., Siqueira-Filho, J.A., Leal, I.R., 2016. Effects of light and temperature on seed germination of cacti of Brazilian ecosystems. *Plant. Spec. Biol.*, 31(2), 87-97.
- Mishra, S.B., Verma, A., Mukerjee, A., Vijayakumar, M., 2011. Anti-hyperglycemic activity of leaves extract of *Hyptis suaveolens* L. Poit in streptozotocin induced diabetic rats. *Asian. Pac. J. Trop. Med.*, 4(9), 689-693.
- Misra, T.N., Singh, R.S., Upadhyay, J., 1983. A natural triterpene acid from *Hyptis suaveolens*. *Phytochemistry.*, 22(11), 2557-2558.
- Mukherjee, K.S., Mukherjee, R.K., Ghosh, P.K., 1984. Chemistry of *Hyptis suaveolens*: a pentacyclic triterpene. *J. Nat. Prod.*, 47(2), 377-378.
- Oliveira, A.F., Meirelles, S.T., Salatino, A., 2003. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. *An. Acad. Bras. Cienc.*, 75(4), 431-439.
- Oliveira, A.F.M., Salatino, A., 2000. Major Constituents of the Foliar Epicuticular Waxes of Species from the Caatinga and Cerrado. *Z. Naturforsch. C.*, 55(9), 688-692.
- Orcutt, D.M., Nilsen, E.T., 2000. *Physiology of Plant Under Stress: Soil and Biotic Factors*. Wiley, New York.

- Padalia, H., Srivastava, V., Kushwaha, S.P.S., 2014. Modeling potential invasion range of alien invasive species, *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. in India: Comparison of MaxEnt and GARP. Ecol. Inform., 22(7), 36-43.
- Perry, L.G., Thelen, G.C., Ridenour, W.M., Weir, T.L., Callaway, R.M., Paschke, M.W., Vivanco, J.M., 2005. Dual role for an allelochemical: ($\pm$)-catechin from *Centaurea maculosa* root exudates regulates conspecific seedling establishment. J. Ecol., 93(6), 1126-1135.
- Porra, R.J., Thompson, W.A., Kriedemann, P.E., 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. BBA-Bioenergetics., 975(3), 384-394.
- Quirino Z.G.M., 2006. Fenologia, síndromes de polinização e dispersão e recursos florais de uma comunidade de Caatinga no cariri paraibano. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brazil. PhD Dissertation, p 128.
- Raizada, P., 2006. Ecological and vegetative characteristics of a potent invader, *Hyptis suaveolens* Poit. from India. Lyonia., 11(2), 115-120.
- Rao, K.V., 1989. Chemical constituents of *Hyptis suaveolens* poit and *Solanum pubescens* willd. Tese de doutorado da Universidade Nagarjuna.
- Rao, K.V., Rao, L.J.M., Rao, N.P., 1990. An A-ring contracted triterpenoid from *Hyptis suaveolens*. Phytochemistry., 29(4), 1326-1329.
- Rengifo, C.G., Naranjo, M.E., Soriano, P.J., 2007. Fruit consumption by birds and bats on two species of columnar cacti in a semi-arid Andean enclave of Venezuela. Carib. J. Sci. 43(2), 254–259.
- Rice, E. L. 2012. Allelopathy. Academic press. 2nd edition, 368 p.
- Ritchie, R.J., 2008. Universal chlorophyll equations for estimating chlorophylls a, b, c, and d and total chlorophylls in natural assemblages of photosynthetic organisms using acetone, methanol, or ethanol solvents. Photosynthetica., 46(1), 115-126. 2008.
- Roa, N.B.S., Singh, S., 2015. Allelopathic effects of *Hyptis suaveolens* L. on growth and metabolism of pea seedlings. Sci., 12(3), 171-176.
- Rose, S.L., Perry, D.A., Pilz, D., Schoeneberger, M.M., 1983. Allelopathic effects of litter on the growth and colonization of mycorrhizal fungi. J. Chem. Ecol., 9(8), 1153-1162.

- Santos, A.T.L., Carneiro, J.N.P., Cruz, R.P., Sales, D.L., Andrade, J.C., Batista, F.L.A, 2019. UPLC-MS-ESI-QTOF Analysis and Antifungal Activity of the *Spondias tuberosa* Arruda Leaf and Root Hydroalcoholic Extracts. *Antibiotics*, 8(4), 240-254.
- Scavo, A., Abbate, C., Mauromicale, G., 2019. Plant allelochemicals: agronomic, nutritional and ecological relevance in the soil system. *Plant. Soil.*, 442(1), 23-48.
- Sharma, A., Batish, D.R., Singh, H.P., Jaryan, V., Kohli, R.K., 2017. The impact of invasive *Hyptis suaveolens* on the floristic composition of the periurban ecosystems of Chandigarh, northwestern India. *Flora.*, 233(8), 156-162.
- Sharma, P.P., Roy, R.K., Anurag, D.G., Vipin, K.S., 2013. *Hyptis suaveolens* (L.) Poit: a phyto-pharmacological review. *Int. J. Chem. Pharm. Sci.*, 4(1), 1-11.
- Silva, L.R., Alves, R.E., 2009. Avaliação da composição físico-química de frutos de mandacaru (*Cereus jamacaru* P.). *Acta. Agron.*, 58(4), 245-250.
- Silva, W.R., 1988. Ornitorquia em *Cereus peruvianus* (Cactaceae) na Serra do Japi, estado de São Paulo. *Braz. J. Biol.*, 48(2), 381-389.
- Singh, H.P., Batish, R.D., Kohli, K.R., 1999. Autotoxicity: concept, organisms and ecological significance. *Crit. Rev. Plant. Sci.*, 18(6), 757-772.
- Sodaeizadeh, H., Rafieiohossaini, M., Van Damme, P., 2010. Herbicidal activity of a medicinal plant, *Peganum harmala* L., and decomposition dynamics of its phytotoxins in the soil. *Ind. Crop. Prod.*, 31(2), 385-394.
- Taamalli, A., Arráez-Román, D., Abaza, L., Iswaldi, I., Fernández-Gutiérrez, A., Zarrouk, M., Segura-Carretero, A., 2015. LC-MS-based metabolite profiling of methanolic extracts from the medicinal and aromatic species *Mentha pulegium* and *Origanum majorana*. *Phytochem. Analysis.*, 26(5), 320-330.
- Uddin M.R., Park, K.W., Han, S.M., Pyon, J.Y., 2012. Effects of sorgoleone allelochemical on chlorophyll fluorescence and growth inhibition in weeds. *Allelopathy. J.*, 30(1), 61–70.
- Uenojo, M., Maróstica-Junior, M.R., Pastore, G.M., 2007. Carotenóides: propriedades, aplicações e biotransformação para formação de compostos de aroma. *Quím. Nova.*, 30(6), 616-622.

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. Physiol. Bioch.*, 88(3), 53-59.

Yang, W.H., Zheng, L.P., Yuan, H.Y., Wang, J.W., 2014. Glaucocalyxin A and B regulate growth and induce oxidative stress in lettuce (*Lactuca sativa* L.) roots. *J. Plant. Growth Regul.*, 33(2), 384-396.

Zhang, K.M., Shen, Y., Zhou, X.Q., Fang, Y.M., Liu, Y., Ma, L.Q., 2016. Photosynthetic electron-transfer reactions in the gametophyte of *Pteris multifida* reveal the presence of allelopathic interference from the invasive plant species *Bidens pilosa*. *J. Photochem. Photobiol. B. Biol.*, 158(5), 81–88.

REFERÊNCIAS

- ABUD, H. F.; et al. Germination and morphological characterization of the fruits, seeds, and seedlings of *Pilosocereus gounellei*. **Brazilian Journal of Botany**, v. 35, n. 1, p. 11-16, 2012
- ABUD, H. F.; et al. Germination and morphology of fruits, seeds and plants of *Cereus jamacaru* DC. **Journal of Seed Science**, v. 35, n. 3, p. 310-315, 2013.
- AGRA, M. D. F.; et al. Medicinal and poisonous diversity of the flora of “Cariri Paraibano”, Brazil. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 111, n. 2, p. 383-395, 2007.
- AL HARUN M. A. Y., et al. The contribution of volatilization and exudation to the allelopathic phytotoxicity of invasive *Chrysanthemoides monilifera* subsp. *monilifera* (boneseed). **Biological invasions**, v. 17, n. 12, p. 3609-3624, 2015.
- Albuquerque, U. P.; et al. Medicinal and magic plants from a public market in northeastern Brazil. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 110, n. 1, p. 76-91, 2007.
- ALURI, J. S. R.; et al. Floral Ecology, Carinal-Lobe Release, Pollination and Reproductive Success in the Wild and Domesticated Forms of *Hyptis suaveolens* (L.) Poit.(Lamiaceae) in Mexico. **Plant Species Biology**, v. 12, n.3, p. 61-68, 1997.
- ALVES, J. J. A.; et al. Degradação da Caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, v.22, n. 3, p. 126-135, 2009.
- ANDERSON, E. F. **The cactus family**. Portland: Ed. 1, 2001. 776 p.
- ANDRADE, C. T. S.; et al. Utilização medicinal de cactáceas por sertanejos baianos. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 8, n. 3, p. 36-42, 2006.
- ANDRADE, H. B.; et al. Effect of plant growth regulators, light intensity and LED on growth and volatile compound of *Hyptis suaveolens* (L.) Poit *in vitro* plantlets. **Production and Establishment of Micropropagated Plants** v. 1155, s/n, p. 277-284, 2015.
- ANTAR, G.M. *Mesosphaerum* in Flora do Brasil 2020 em construção. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB59418>>. Acesso em: 01 Março, 2020
- ARAI, M. A.; et al. Hedgehog inhibitors from *Artocarpus communis* and *Hyptis suaveolens*. **Bioorganic & medicinal chemistry**, v. 23, n. 15, 4150-4154, 2015.

ARECO, V. A.; et al. Effect of pinene isomers on germination and growth of maize.

Biochemical Systematics and Ecology, v. 55, n. 8, 27-33, 2014.

ASHA, D.; MATHEW, L.; RISHAD, K.S. Evaluation of HPTLC Fingerprints of Flavonoids and Antioxidant Activity of Selected Medicinal Plants of Lamiaceae Family. **International Journal of Pharmacognosy and Phytochemical Research**, v. 7, n. 2, p. 240-245, 2015

ASPINALL, G. O.; et al. A novel L-fuco-4-O-methyl-D-glucurono-D-xylan from *Hyptis suaveolens*. **Carbohydrate research**, v. 214, n. 1, p. 107-13, 1991.

ATTAH, A. F.; et al. Uterine contractility of plants used to facilitate childbirth in Nigerian ethnomedicine. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 143, n. 1, p. 377-382, 2012.

BARBOSA, L. C. A.; et al. Chemical Variability and Biological Activities of Volatile Oils from *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. **Agriculturae Conspectus Scientificus**, v. 78, n. 1, p. 1-10, 2013.

BARKOSKY, R. R.; EINHELLIG, F. A. Allelopathic interference of plant-water relationships by para-hydroxybenzoic acid. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, v. 44, s/n, p. 53-58, 2003.

BASÍLIO, I. J. L. D., et al. Estudo farmacobotânico comparativo das folhas de *Hyptis pectinata* (L.) Poit. e *Hyptis suaveolens* (L.) Poit (Lamiaceae). **Acta farmacéutica bonaerense**, v. 25, n. 4, p. 518-525, 2007.

BAZIRAMAKENGA, R.; et al. Allelopathic effects of phenolic acids on nucleic acid and protein levels in soybean seedlings. **Canadian Journal of Botany**, v. 75, n. 3, p. 445-450, 1997.

BENCHAA, S.; et al. Allelopathic Effect of *Eucalyptus citriodora* Essential Oil and its Potential Use as Bioherbicide. **Chemistry & biodiversity**, v. 15, n. 8, p. 1-21, 2018.

BENELLI, G.; et al. Toxicity of some essential oil formulations against the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera Tephritidae). **Crop protection**, v. 42, n. 12, p. 223-229, 2012.

BEZERRA, J. W. A.; et al. Allelopathy of Aromatic Species on the Germination of *Cereus jamacaru* DC. subsp. *jamacaru* (Cactaceae). **Journal of Agricultural Science**, v. 10, n. 11, p. 337-348, 2018.

BEZERRA, J. W. A.; et al. Chemical composition and toxicological evaluation of *Hyptis suaveolens* (L.) Poiteau (LAMIACEAE) in *Drosophila melanogaster* and *Artemia salina*. **South African Journal of Botany**, v. 113, n. 11, p. 437-442, 2017.

- BEZERRA, J. W. A.; et al. *Mesosphaerum suaveolens* (L.) Kuntze (Bamburral) Planta Medicinal com Potencial Antioxidante e Rica em Polifenóis. **Revista Cubana De Plantas Medicinales**, v. 24, n. 1, p. 1-14, 2019.
- BRINDA, P.; et al. Antitumor activity and *in vivo* antioxidant status of *Hyptis suaveolens* against Ehrlich ascites carcinoma in swiss albino mice. **Inves New Drug**, v. 45, n. 10, p. 1-4, 2008.
- BUCHANAN, B. B.; et al. **Biochemistry and molecular biology of plants**. John Wiley & Sons. 2015.
- CHANDER, M. P.; KARTICK, C.; VIJAYACHARI, P. Medicinal plants used by the Nicobarese inhabiting little Nicobar Island of the Andaman and Nicobar Archipelago, India. **The Journal of Alternative and Complementary Medicine**, v. 21, n. 7, p. 373-379, 2015.
- CHAROENYING, P.; et al. An allelopathic substance isolated from *Zanthoxylum limonella* Alston fruit. **Scientia horticultruae**, v. 125, n. 3, p. 411-416, 2010.
- CHENG, F.; et al. The garlic allelochemical diallyl disulfide affects tomato root growth by influencing cell division, phytohormone balance and expansin gene expression. **Frontiers in plant science**, v.7, s/n, p. 1-16, 2016.
- CHOWHAN, N.; et al. Phytotoxic effects of β -pinene on early growth and associated biochemical changes in rice. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 33, n. 6, p. 2369-2376, 2011.
- CHUKWUJEKWU, J. C.; et al. Antiplasmodial diterpenoid from the leaves of *Hyptis suaveolens*. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 102, n. 2, p. 295-297, 2005.
- CIANCIOSI, D.; et al. Phenolic Compounds in Honey and Their Associated Health Benefits: A Review. **Molecules**, v. 23, n. 9, p. 1-20, 2018.
- COELHO, E. M. P.; et al. The Activity of the Antioxidant Defense System of the Weed Species *Senna obtusifolia* L. and its Resistance to Allelochemical Stress. **Journal of chemical ecology**, v. 43, n. 7, p. 725-738, 2017.
- CUTTER, E. G. **Anatomia vegetal**. São Paulo: Roca, 1987. 330 p.
- DEBNATH, B.; et al. Role of plant alkaloids on human health: A review of biological activities. **Materials Today Chemistry**, v. 9, n. 9, p. 56-72, 2018.
- DUKE, S. O. Allelopathy: current status of research and future of the discipline: a commentary. **Allelopathy Journal**, v. 25, n. 1, p. 17-30, 2010.

- EDEOGA, H. O.; et al. Chemical composition of *Hyptis suaveolens* and *Ocimum gratissimum* hybrids from Nigeria. **African Journal of Biotechnology**, v. 5, n. 10, p. 892-895, 2006.
- FERREIRA, A. G.; AQUILA, M. E. A. Alelopatia: Uma Área Emergente da Ecofisiologia. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 12, s/n, p. 175-204, 2000.
- GFELLER, A.; et al. *Fagopyrum esculentum* Alters Its Root Exudation after *Amaranthus retroflexus* Recognition and Suppresses Weed Growth. **Frontiers In Plant Science**, v. 9, s/n, p. 1-13, 2018.
- GHAFFARI, H.; et al. Antioxidant and neuroprotective activities of *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. against oxidative stress-induced neurotoxicity. **Cellular And Molecular Neurobiology**, v. 34, n. 3, p. 323-331, 2014.
- GOMES, V. G. N.; et al. Frugivory and seed dispersal by birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 74, n. 1, p. 32-40, 2014.
- GOMES, V. G. N.; et al. Seed removal by lizards and effect of gut passage on germination in a columnar cactus of the Caatinga, a tropical dry forest in Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 135, n. 12, p. 85-89. 2016.
- GONZALEZ-BURGOS, E.; GOMEZ-SERRANILLOS, M. P. Terpene compounds in nature: a review of their potential antioxidant activity. **Current Medicinal Chemistry**, v. 19, n. 31, p. 5319-5341, 2012.
- GOWDA, D. C. Polysaccharide components of the seed-coat mucilage from *Hyptis suaveolens*. **Phytochemistry**, v. 23, n. 2, p. 337-338, 1984.
- GRASSI, P.; et al. Anti-inflammatory activity of two diterpenes of *Hyptis suaveolens* from El Salvador. **Journal of Biosciences**, v. 61, n. 3, p. 165-170, 2006.
- GUEYE, M. T.; et al. Analysis of the Composition of Plant Essential Oil Used in Cereals and Legumes Storage in Senegal. **Journal of Essential Oil Bearing Plants**, v. 19, n. 2, p. 403-409, 2016.
- HARLEY, R. M.; PASTORE, J. F. B. A generic revision and new combinations in the Hyptidinae (Lamiaceae), based on molecular and morphological evidence. **Phytotaxa**, v. 58, n. 1, p. 1-55, 2012.

HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, O.; VILLARREAL, O. B. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 8, p. 1344-1351, 2007.

HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T.; et al. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). **American journal of botany**, v. 98, n. 1, p. 44-61, 2011.

HUANG, W.; et al. Impact of decomposing *Cinnamomum septentrionale* leaf litter on the growth of *Eucalyptus grandis* saplings. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 70, n. 9, p. 411-417, 2013.

HUSSAIN, M. I.; REIGOSA, M. J. Evaluation of photosynthetic performance and carbon isotope discrimination in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) under allelochemicals stress. **Ecotoxicology**, v. 26, n. 5, p. 613-624, 2017.

IGOLI, J. O.; IGWUE, I. C.; IGOLI, N. P. Traditional medicinal practices among the Iggede people of Nigeria. **Journal of herbs, spices & medicinal plants**, v. 10, n. 4, p. 1-10, 2004.

ISLAM, A. K. M.; et al. Suaveolic acid: A potent phytotoxic substance of *Hyptis suaveolens*. **The Scientific World Journal**, v. 2014, s/n, p. 1-6, 2014.

ISLAM, A. M.; KATO-NOGUCHI, H. Plant growth inhibitory activity of medicinal plant *Hyptis suaveolens*: could allelopathy be a cause? **Emirates Journal of Food and Agriculture**, v. 25, n. 9, p. 692-701, 2013.

JESUS, N. Z. T.; et al. Levantamento etnobotânico de plantas popularmente utilizadas como antiúlcera e antiinflamatórias pela comunidade de Pirizal, Nossa Senhora do Livramento-MT, Brasil. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 19, n. 1, p. 130-139, 2009.

JESUS, N. Z. T.; et al. *Hyptis suaveolens* (L.) Poit (Lamiaceae), a medicinal plant protects the stomach against several gastric ulcer models. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 150, n. 3, p. 982-988, 2013.

JIAO, X.L.; et al.. Allelopathic effect of *p*-coumaric acid on american ginseng and its physiological mechanism. **Acta Ecologica Sinica**, v. 35, n. 2, p. 3006-3013, 2015.

JUDD, W.; et al. **Sistemática vegetal: Um enfoque filogenético**. Porto Alegre: Artmed, 3 ed., 2009. 612 p.

- KABERA, J. N.; et al. Plant secondary metabolites: biosynthesis, classification, function and pharmacological properties. **J Pharm Pharmacol**, v. 2, n. 7, p. 377-392, 2014.
- KANG, A.; et al. Isopentenyl diphosphate (IPP)-bypass mevalonate pathways for isopentenol production. **Metabolic engineering**, v. 34, n. 3, p. 25-35, 2016.
- KAPOOR, R. T. Bioherbicidal Potential of Leaf-residue of *Hyptis suaveolens* on the Growth and Physiological Parameters of *Parthenium hysterophorus* L. **Current Research Journal of Biological Sciences**, v. 3, n. 4, p. 341-350, 2011.
- KATO-NOGUCHI, H.; et al. Asparagus decline: Autotoxicity and autotoxic compounds in asparagus rhizomes. **Journal of Plant Physiology**, v. 213, n. 6, p. 23-29, 2017.
- KOSSOUOH, C. A Comparative Study of the Chemical Composition of the Leaves and Fruits Deriving the Essential Oil of *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. from Benin. **Journal of Essential Oil Research**, v. 22, n. 6, p. 507-509, 2010.
- KUMARI, J. A.; PRASAD, P. R. C. Assessing the Allelopathy and Autotoxicity Effects of *Parthenium hysterophorus* L., *Senna uniflora* (Mill.) HS Irwin and Barneby and *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. **Russian Journal of Biological Invasions**, v. 9, n. 3, p. 290-298, 2018.
- LATIF, S., G. Allelopathy and the role of allelochemicals in plant defence. Advances in Botanical Research. **Academic Press**, v. 82, s/n, p.19-54, 2017.
- LEVITT, J.; LOVETT, J. V. Alkaloids, antagonisms and allelopathy. **Biological Agriculture & Horticulture**, v. 2, n. 4, p. 289-301, 1985.
- LI, H. Q.; et al. Allelopathic effects of phenolic acids on the growth and physiological characteristics of strawberry plants. **Allelopathy Journal**, v. 35, n. 1, p. 61-75, 2015.
- LI, Z. H.; et al. Phenolics and plant allelopathy. **Molecules**, v. 15, n. 12, p. 8933-8952, 2010.
- LIN, H. Y.; et al. A review of antioxidant and pharmacological properties of phenolic compounds in *Acacia confusa*. **Journal of traditional and complementary medicine**, v. 8, n. 4, p. 443-450, 2018.
- LINA, A.; ELOISA, L. How do young cacti (seeds and seedlings) from tropical xeric environments cope with extended drought periods?. **Journal of Arid Environments**, v. 154, n. 7, p. 1-7, 2018.

- LOHANI, H.; et al. Variations in essential oil composition and biological activity of *Hyptis suaveolens* Poit: A high value aromatic plant of the Himalaya. **Medicinal Plants-International Journal of Phytomedicines and Related Industries**, v. 3, n. 4, p. 311-314, 2011.
- LOVETT, J. Hans Molisch'Legacy. **Allelopathy Journal**, v. 19, n. 1, 1-28, 2007.
- LUCENA, C. M. et al. Conhecimento Botânico Tradicional sobre Cactáceas no Semiárido do Brasil. **Gaia Scientia**, v.9, n. 2, p.1-14, 2015.
- MANCHAND, P. S.; et al. Chemical constituents of tropical plants. V. Structures of suaveolic acid and suaveolol. **Journal of Organic Chemistry**, v. 39, n. 15, p. 2306-2308, 1974.
- MANJULA, R. R.; RAO, J. K.; REDDI, T. S. Ethnomedicine for rheumatism by the tribals of Khammam District, Andhra Pradesh. **Journal of Natural Remedies**, v. 13, n. 2, p. 138-141, 2013.
- MARINHO, M.L.; et al. A utilização de plantas medicinais em medicina veterinária: um resgate do saber popular. **Revista Brasileira de Plantas Medicinais**, v. 9, n. 3, p. 64-69, 2007.
- MAUSETH, J. D. Structure–function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. **Annals of Botany**, v. 98, n. 5, p. 901-926. 2006.
- MEIADO, M. V.; et al. Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. **Plant Species Biology**, v. 25, n. 2, p. 120-128, 2010.
- MENEZES, M. O.; et al. Diversity and distribution of Cactaceae in Ceará state, northeastern Brazil. **Bradleya**, v. 2011, n. 29, p. 13-43, 2011.
- MENEZES, M. O.; et al. Flora of Ceará, Brazil: Cactaceae. **Rodriguésia**, v. 64, n. 4, p. 757-774, 2013.
- MERSIE, W.; SINGH, M. Phenolic acids affect photosynthesis and protein synthesis by isolated leaf cells of velvet-leaf. **Journal of Chemical Ecology**, v. 19, n. 7, p. 1293-1301, 1993.
- MISRA, T. N.; et al. A natural triterpene acid from *Hyptis suaveolens*. **Phytochemistry**, v. 22, n. 11, p. 2557-2558, 1983a.
- MISRA, T. N.; et al. Chemical constituents of *Hyptis suaveolens*. Part I. Spectral and biological studies on a triterpene acid. **Journal of Natural Products**, v. 44, n. 6, p. 735-738, 1981.
- MISRA, T. N.; et al. Triterpenoids from *Hyptis suaveolens* roots. **Phytochemistry**, v. 22, n. 2, p. 603-605, 1983b.

MOREIRA, H. J. C.; BRAGANÇA, H. B. N. **Manual de identificação de plantas infestantes**. Campinas: FMC. 2010.

MUCUNGUZI, P. Diversity and distribution of hemi-epiphytes and facultative herbaceous epiphytes in Kibale National Park, Uganda. **African Journal of Ecology**, v. 45, n. 1, 57-64, 2007.

MUKHERJEE, K. S.; et al. Chemistry of *Hyptis suaveolens*: a pentacyclic triterpene. **Journal of Natural Products**, v. 47, n. 2, p. 377-378, 1984.

MUSHTAQ, M. N.; et al. Allelochemical L-DOPA induces quinoprotein adducts and inhibits NADH dehydrogenase activity and root growth of cucumber. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 70, n. 9, 374-378, 2013.

NAKANO, H.; et al. Leaching of the allelopathic substance, -tryptophan from the foliage of mesquite (*Prosopis juliflora* (Sw.) DC.) plants by water spraying. **Plant Growth Regulation**, v. 40, n. 1, p. 49-52, 2003.

NGASSOUM, M. B.; et al. Essential oil and headspace from *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. leaves and flowers from Cameroon. **Journal of Essential Oil Research**, v. 11, n. 3, p. 283-288, 1999.

NGOM, S.; et al. Larvicidal activity of Neem oil and three plant essential oils from Senegal against *Chrysodeixis chalcites* (Esper, 1789). **Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine**, v. 8, n. 1, p. 67-72, 2018.

NORTH, H. M.; et al. Understanding polysaccharide production and properties using seed coat mutants: future perspectives for the exploitation of natural variants. **Annals of Botany**, v. 114, n. 6, p. 1251-1263, 2014.

OCAMPO, G.; COLUMBUS, J. T. Molecular phylogenetics of suborder Cactineae (Caryophyllales), including insights into photosynthetic diversification and historical biogeography. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 11, p. 1827-1847, 2010.

OLORUNNISOLA, O. S.; et al. Ethnobotanical survey of medicinal plants used in the treatment of malarial in Ogbomoso, Southwest Nigeria. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 150, n. 9, p. 71-78, 2013.

PADALIA, H.; et al. Modeling potential invasion range of alien invasive species, *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. in India: Comparison of MaxEnt and GARP. **Ecological informatics**, v. 22, n. 7, p. 36-43, 2014.

- PADALIA, H.; KUDRAT, M.; SHARMA, K. P. Mapping sub-pixel occurrence of an alien invasive *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. using spectral unmixing technique. **International journal of remote sensing**, v. 34, n. 1, p. 325-340, 2013.
- PASTORE, J. F. B.; et al. Phylogeny of the subtribe Hyptidinae (Lamiaceae tribe Ocimeae) as inferred from nuclear and plastid DNA. **Taxon**, v. 60, n. 5, p. 1317-1329, 2011.
- PAULA, C. C. D.; RIBEIRO, O. B. D. C. **Cultivo prático de cactáceas**. Viçosa: Imprensa UFV, 2004. 94 p.
- PINHEIRO, P. F.; et al. Phytotoxicity and cytotoxicity of essential oil from leaves of *Plectranthus amboinicus*, carvacrol, and thymol in plant bioassays. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 63, n. 41, p. 8981-8990, 2015.
- POLITYCKA, B.; BEDNARSKI, W. Oxidative burst and lipoxygenase activity induced by hydroxycinnamic acids in cucumber roots. **Allelopathy Journal**, v. 14, n. 2, p. 187-196, 2004.
- POLITYCKA, B.; GMEREK, J. 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**, v. 21, n. 2, p. 227-237, 2008.
- PRAWATSRI, S.; et al. Abietane diterpenes from *Hyptis suaveolens*. **Chemistry & Biodiversity**, v. 10, n. 8, p. 1494-1500, 2013.
- QUATTROCCHI, U. **CRC world dictionary of plant names: common names, scientific names, eponyms, synonyms, and etymology**. Routledge, 2017.
- RAHMATULLAH, M.; et al. Medicinal plants and formulations used by the Soren clan of the Santal tribe in Rajshahi district, Bangladesh for treatment of various ailments. **African Journal of Traditional, Complementary and Alternative Medicines**, v. 9, n. 3, p. 350-359, 2012.
- RAIZADA, P. Ecological and vegetative characteristics of a potent invader, *Hyptis suaveolens* Poit. from India. **Lyonia**, v. 11, n. 2, p. 115-120, 2006.
- RAO, B. G. V. N.; NIGAM, S. S. Chemical examination of the fixed oil from the seeds of *Hyptis suaveolens*. **Indian Oil Soap Journal**, v. 37, n. 12, p. 295-300, 1972.
- RAO, K. V. Chemical constituents of *Hyptis suaveolens* poit and *Solanum pubescens* willd. **Tese de doutorado da Universidade Nagarjuna**, 1989.
- RAO, K. V.; et al. An A-ring contracted triterpenoid from *Hyptis suaveolens*. **Phytochemistry**, v. 29, n. 4, p. 1326-1329, 1990.

REIGOSA, M. J.; et al. **Allelopathy: a physiological process with ecological implications**. Springer Science & Business Media, 2006.

REIGOSA, M. J.; PEDROL, N. **Allelopathy: from molecules to ecosystems**. Science Publishers, Inc, 2002.

RIBEIRO, R. V.; et al. Ethnobotanical study of medicinal plants used by Ribeirinhos in the North Araguaia microregion, Mato Grosso, Brazil. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 205, n. 6, p. 69-102, 2017.

RICE, E. L. **Allelopathy**. Academic press. 2012.

SALINI, R., et al. Inhibition of quorum sensing mediated biofilm development and virulence in uropathogens by *Hyptis suaveolens*. **Antonie Van Leeuwenhoek**, v. 107, n. 4, p. 1095-1106, 2015.

SANTOS, T. C.; et al. Antinociceptive effect and acute toxicity of the *Hyptis suaveolens* leaves aqueous extract on mice. **Fitoterapia**, v. 78, n. 5, p. 333-336, 2007.

SCHREINER, O; SULLIVAN, M. X. Soil fatigue caused by organic compounds. **Journal of Biological Chemistry**, v. 6, n. 1, p. 39-50, 1909.

Seyoum, A., et al. Traditional use of mosquito-repellent plants in western Kenya and their evaluation in semi-field experimental huts against *Anopheles gambiae*: Ethnobotanical studies and application by thermal expulsion and direct burning. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 96, n. 3, 225-231, 2002.

SHARMA, A.; et al. The impact of invasive *Hyptis suaveolens* on the floristic composition of the periurban ecosystems of Chandigarh, northwestern India. **Flora**, v. 233, n. 8, p. 156-162, 2017.

SHARMA, P. P.; et al. *Hyptis suaveolens* (L.) Poit: a phyto-pharmacological review. **International Journal of Chemical and Pharmaceutical Sciences**, v. 4, n. 1, p. 1-11, 2013.

SHRESTHA, U. B.; et al. Potential impact of climate change on the distribution of six invasive alien plants in Nepal. **Ecological Indicators**, v. 95, n. 12, p. 99-107, 2018.

SIKARWAR, R.L.S., KUMAR, V. Ethnoveterinary knowledge and practices prevalent among the tribals of central India. **Journal of Natural Remedies**, v. 5, n. 2, p. 147-152, 2005.

SILVA, E. R. et al. Something old, something new in allelopathy review: what grassland ecosystems tell us. **Chemoecology**, v. 27, n. 6, p. 217-231, 2017.

- SILVA, L. F. C. R.; et al. *Cereus jamacaru* DC.(Cactaceae): From 17 th century naturalists to modern day scientific and technological prospecting. **Acta Botanica Brasilica**, v. 33, n. 2, p. 191-197, 2019.
- SILVA, N. L.; et al. **Efeitos da época de corte de bamburral (*Hyptis suaveolens* Poit.) sobre a produção de gramíneas**. Embrapa Caprinos e Ovinos-Comunicado Técnico. 2009.
- SILVA, S. R. et al. **Plano de ação nacional para a conservação das cactáceas**.Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, ICMBIO, 2011. 112 p.
- SOARES, A.; et al. New records, conservation assessments and distribution of Lamiaceae in Rio Grande do Norte, northeastern, Brazil. **Phytotaxa**, v. 311, n. 1, p. 43-56, 2017.
- SODAEIZADEH, H.; et al. Herbicidal activity of a medicinal plant, *Peganum harmala* L., and decomposition dynamics of its phytotoxins in the soil. **Industrial Crops and Products**, v. 31, n. 2, p. 385-394, 2010.
- SONIBARE, M. A.; et al. Ethno-medicines for Mosquito Transmitted Diseases from South-western Nigeria. **Journal of Natural Remedies**, v. 15, n. 1, p. 33-42, 2015.
- SOUZA, V. C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG III**. Nova Odessa: Instituto Plantarum. 3 ed., 2012, 640 p.
- STUPNICKA-RODZYNKIEWICZ, E.; et al. The effect of selected phenolic compounds on the initial growth of four weed species. **Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz-Sonderheft**, v. 20, s/n, p. 479-486, 2006.
- SUMITHA, K. V.; THOPPIL, J. E. Genotoxicity assessment of two common curing weeds: *Hyptis suaveolens* (L.) Poir. and *Leucas indica* (L.) R. Br. **Cytotechnology**, v. 68, n. 4, p. 1513-1527, 2016.
- SUZUKI, L. S.; et al. Effects of ferulic acid on growth and lignification of conventional and glyphosate-resistant soybean. **Allelopathy Journal**, v. 21, n. 1, p. 155-163, 2008.
- TABAN, A.; et al. Allelopathic potential of essential oils from four *Satureja* spp. **Biological Agriculture & Horticulture**, v. 29, n. 4, p. 244-257, 2013.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 5 ed., 2017. 820 p.
- TAYLOR, N. **Cactus and succulent plants: status survey and conservation action plan**. Cambridge: IUCN, 1997. 212 p.

- TAYLOR, N.; ZAPPI, D. 2004. Cacti of Eastern Brazil. Kew: Royal Botanic Gardens. 2004, 511 p.
- TEERARAK, M.; et al. Evaluation of allelopathic, decomposition and cytogenetic activities of *Jasminum officinale* L. f. var. *grandiflorum* (L.) Kob. on bioassay plants. **Bioresource Technology**, v. 101, n. 14, p. 5677-5684, 2010.
- TIGRE, R. C.; et al. Allelopathic and bioherbicidal potential of *Cladonia verticillaris* on the germination and growth of *Lactuca sativa*. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 84, n. 10, p. 125-132, 2012.
- TONZIBO, Z. F.; et al. Chemical composition of essential oil of *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. from Côte d'Ivoire. **European Journal of Scientific Research**, v. 38, n. 4, p. 565-571, 2009.
- TRIPATHI, A. K.; UPADHYAY, S. Repellent and insecticidal activities of *Hyptis suaveolens* (Lamiaceae) leaf essential oil against four stored-grain coleopteran pests. **International Journal of Tropical Insect Science**, v. 29, n. 4, p. 219-228, 2009.
- VIDAL, W. N.; VIDAL, M. R. R. **Botânica: organografia**. Viçosa: UFV, 4 ed., 2003, 124 p.
- VIDYASAGAR, G.M.; PRASHANTKUMAR, P. Traditional herbal remedies for gynecological disorders in women of Bidar district, Karnataka, India. **Fitoterapia**, v. 78, n. 1, 48-51, 2007.
- WANGRAWA, D. W.; et al. Insecticidal Activity of Local Plants Essential Oils Against Laboratory and Field Strains of *Anopheles gambiae* sl (Diptera: Culicidae) From Burkina Faso. **Journal of Economic Entomology**, v. 111, n. 6, p. 2844-2853, 2018
- WESTON, L. A.; et al. Mechanisms for cellular transport and release of allelochemicals from plant roots into the rhizosphere. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 9, p. 3445-3454, 2012.
- WILLIS, R. J. **The history of allelopathy**. Springer Science & Business Media. 2007, 316 p.
- XAVIER, M. A.; REIS-DIAS, E. J. First record of the Brazilian restinga lizard *Tropidurus hygomi* ingesting a fruit of *Melocactus violaceus* (Cactaceae). **Herpetology Notes**, v. 8, s/n, p. 437-438, 2015.
- YAN, Z. Q.; et al. Mechanism of artemisinin phytotoxicity action: Induction of reactive oxygen species and cell death in lettuce seedlings. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 88, n. 3, p. 53-59, 2015.

YANG, C. M.; et al. Effects of three allelopathic phenolics on chlorophyll accumulation of rice (*Oryza sativa*) seedlings: I. Inhibition of supply-orientation. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, v. 43, s/n, p. 299-304, 2002.

ZHANG, Y.; et al. Effect of allelopathy on the competition and succession of *Skeletonema costatum* and *Prorocentrum donghaiense*. **Marine Biology Research**, v. 11, n. 10, p. 1093-1099, 2015.

ZHANG, Z. Z.; et al. Allelopathic effects of organic acid allelochemicals on melon. **Acta Ecol Sinica**, v. 33, s/n, p. 4591-4598. 2013.

ZHENG, Y. B.; LI, M. Autotoxicity of phenolic acids in root exudates of *Andrographis paniculata* (Burm. f.) Nees. **Allelopathy Journal**, v. 45, n. 2, p. 153-162, 2018.

ZIEGLER, H. L.; et al. Possible artefacts in the in vitro determination of antimalarial activity of natural products that incorporate into lipid bilayers: apparent antiplasmodial activity of dehydroabietinol, a constituent of *Hyptis suaveolens*. **Planta Medica**, v. 68, n. 6, p. 547-549, 2002.

ZOROV, D. B.; et al. Mitochondrial ROS-induced ROS release: an update and review. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 1757, n. 5, p. 509-517, 2006.

ANEXO I – NORMAS “PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY”

Guide for Authors

Your Paper Your Way

We now differentiate between the requirements for new and revised submissions. You may choose to submit your manuscript as a single Word or PDF file to be used in the refereeing process. Only when your paper is at the revision stage, will you be requested to put your paper in to a 'correct format' for acceptance and provide the items required for the publication of your article.

To find out more, please visit the Preparation section below.

INTRODUCTION

Plant Physiology and Biochemistry publishes original theoretical, experimental and technical contributions in the various fields of plant physiology (biochemistry, physiology, structure, genetics, plant-microbe interactions, etc.) at diverse levels of integration (molecular, subcellular, cellular, organ, whole plant, environmental). Opinions expressed in the journal are the sole responsibility of the authors and publication does not imply the editors' agreement.

Types of issues

Alongside the standard issues, the journal publish *Virtual special issues*. Virtual special issues focus on a specific research topic and are organised by a guest editor.

Types of paper

Plant Physiology and Biochemistry publishes several types of articles: Reviews, Papers and Short Papers. Reviews should not exceed 40 typewritten pages and Short Papers no more than approximately 8 typewritten pages. The fundamental character of *Plant Physiology and Biochemistry* remains that of a journal for original results.

Submission checklist

You can use this list to carry out a final check of your submission before you send it to the journal for review. Please check the relevant section in this Guide for Authors for more details.

Ensure that the following items are present:

One author has been designated as the corresponding author with contact details:

- E-mail address
- Full postal address

All necessary files have been uploaded:

Manuscript:

- Include keywords
- All figures (include relevant captions)
- All tables (including titles, description, footnotes)