REVISIÓN SOBRE LA ALELOPATÍA DE *EUCALYPTUS* L'HERIT

FRANCISCO J. ESPINOSA-GARCÍA

Centro de Ecología, Departamento de Ecología Evolutiva, Universidad Nacional Autónoma de México,
Apdo. postal 70-275, 04510, México, D.F., México.

Resumen. Algunas especies de eucalipto pueden ser asociadas con la producción de zonas de inhibición alrededor o bajo los árboles donde la vegetación es menos diversa, menos vigorosa y/o menos densa que las zonas lejanas a los eucaliptos. La cercanía de eucaliptos a algunos cultivos produce bajos rendimientos y/o crecimiento pobre en las plantas cultivadas. Aunque la competencia por agua y nutrientes puede explicar algunos casos, ésta es insuficiente para explicar otros. La evidencia de campo sugiere que en varios casos la alelopatía puede explicar, al menos parcialmente, la existencia de zonas de inhibición. Los efectos alelopáticos no ocurren cuando los aleloquímicos no se acumulan en el suelo debido a sus características edáficas o al régimen de lluvias ni cuando las especies blanco no son afectadas por los aleloquímicos. Las hojas y cortezas de los eucaliptos contienen numerosos ácidos fenólicos, flavonoides, taninos y monoterpenoides que son fitotóxicos *in vitro*. Los extractos o lixiviados de hojas, corteza, hojarasca y semillas de varias especies de eucalipto contienen aleloquímicos capaces de afectar negativamente a varias especies de plantas. Estas sustancias han sido detectadas en agua y suelo donde se han disuelto o acumulado naturalmente en concentraciones suficientes para producir efectos alelopáticos. Los aleloquímicos se pueden liberar naturalmente de todo tipo de tejidos, vivos o muertos, aunque la fitotoxicidad varía de acuerdo con la especie de eucalipto. Las distintas partes de los eucaliptos tienen diferente capacidad para liberar sustancias alelopáticas. En general, cualquier parte molida o pulverizada liberará más metabolitos secundarios que en forma entera. Aunque ningún trabajo publicado reúne irrefutablemente todos los tipos de evidencia necesaria para demostrar alelopatía de eucaliptos, el conjunto de evidencia sugiere que los efectos alelopáticos de varios eucaliptos en condiciones naturales existen.

Palabras clave: alelopatía, *Eucalyptus*, liberación y acumulación de aleloquímicos.

Abstract. Some eucalyptus species can be associated to the production of zones where vegetation is absent, sparse and/or less diverse and vigorous than surrounding zones away from eucalypts. These zones have been documented with eucalypts growing as native or introduced species. Yield reduction and poor plant performance is frequent when some crops, annual or perennial, are planted within or around eucalypt stands. Although competition for water, light and nutrients can explain some of these inhibition patterns, it is insufficient to explain others. Field evidence suggests that allelopathy explains, at least partially, the aforementioned inhibition areas. Inhibition zones are absent where the soil does not accumulate allelochemicals and the watering or rainy regime leaches them out, or the plants surrounding eucalypts are unaffected by the chemicals. Phenolic acids, tannins, flavonoids and/or terpenoids have been isolated from eucalypt bark, litter and leaves; leachates or extracts from these parts have been shown to be phytotoxic *in vitro* and in greenhouse experiments for most target species tested. Allelochemicals are naturally released, from intact, dead or alive, eucalypt tissues and accumulated in water or soil in concentrations high enough to produce allelopathic effects. Milled or chopped eucalypt parts release more allelochemicals and faster than intact parts. Although no published work contains all the undisputed evidence required to demonstrate eucalypts' allelopathy, the body of evidence in the published works suggests that some eucalypt species do produce allelopathic effects in natural conditions.

Key words: allelopathy, *Eucalyptus*, release and accumulation of allelochemicals.

Las especies del género *Eucalyptus* tienen reputación de alelopáticas. Esto es, que son capaces de producir y liberar sustancias que inhiben el desempeño

de otras plantas en condiciones silvestres o de cultivo. Desde que Story (1967, en Poore y Fries, 1985) y después del Moral y Müller (1969, 1970) notificaron

efectos alelopáticos de varias especies de *Eucalyptus*, se han publicado numerosos informes sobre alelopatía, muchas veces con resultados contradictorios. En algunos casos la alelopatía de los eucaliptos ha sido declarada de poca importancia (Lima, 1987; Shrivastava y Lal, 1989; Sanginga y Swift, 1992) y en otros casos se ha satanizado a este árbol por sus supuestos efectos sobre otras especies, incluido el alelopático (p. ej. Kholi, 1987, en Singh y Kholi, 1992). En varios sistemas agroforestales se han encontrado efectos nocivos sobre cultivos asociados, atribuidos al eucalipto (Poore y Fries, 1985). En algunos de estos casos el efecto nocivo se ha atribuido a competencia directa por luz, agua y/o nutrientes, mientras que en algunos otros se ha señalado a la alelopatía como responsable. Sin embargo, son pocos los casos donde se demuestra concluyentemente si la competencia o la alelopatía o una combinación de ambas causaron los efectos nocivos.

Las especies de *Eucalyptus* son alrededor de 500 y se originaron principalmente en Australia y en pocos casos en Nueva Zelanda, Tasmania Indonesia y Nueva Guinea (Pryor, 1976). Cerca de 35 de estas especies son cultivadas extensivamente en el mundo para obtener celulosa y leña, para reforestar y como rompevientos (Pryor, 1976). La gran productividad de los eucaliptos en plantaciones y su uso en reforestación hacen que la expansión del cultivo de estos árboles sea atractiva. Puesto que los efectos alelopáticos potenciales serían importantes en la evaluación del impacto ecológico del eucalipto, es necesario determinar si estos efectos existen, y si es así, encontrar cuál es su magnitud.

El objetivo de esta revisión es evaluar si existen efectos alelopáticos producidos por *Eucalyptus* spp., y en caso de que existan, encontrar en qué condiciones ocurren; cuáles especies son afectadas y si hay medidas de manejo que puedan mitigar o anular los efectos alelopáticos.

Esta revisión no pretende ser exhaustiva, pues se han publicado numerosos artículos sobre alelopatía y eucaliptos, en la India, Pakistán y otros países, que no están disponibles en México. A pesar de que no obtuve todos los artículos o resúmenes, considero que lo que se expone a continuación representa bien los principales avances en el conocimiento sobre alelopatía y eucalipto. Algunas de las publicaciones que no estuvieron disponibles fueron consultadas en forma de resumen.

La demostración de efectos alelopáticos requiere evidencia de varios tipos: a) demostración de efectos adversos de la planta supuestamente alelopática sobre otras plantas, b) que la planta supuestamente alelopática tenga sustancias químicas (aleloquímicos)

capaces de interferir negativamente con el crecimiento y desarrollo de otras plantas, c) que estos aleloquímicos se liberen en forma natural o como consecuencia del manejo de la planta en el campo, y d) que los aleloquímicos se liberen o se acumulen en el ambiente en concentraciones suficientes para causar efectos negativos en plantas con las que la planta fuente convive o puede convivir. La revisión de evidencia sobre alelopatía de eucaliptos en este trabajo está organizada de acuerdo a los incisos anteriores, a los que le sigue una discusión general. En el cuadro 1 se reseñan la mayoría de los trabajos de alelopatía de eucaliptos considerados en el trabajo; contiene los nombres de las especies de que han sido expuestas a la acción de los eucaliptos o sus partes.

Evidencia de campo de efectos adversos de los eucaliptos sobre otras plantas.

La presencia de algunas especies de eucalipto frecuentemente está asociada con zonas alrededor o bajo los árboles donde la vegetación es menos diversa, menos vigorosa y/o menos densa que las zonas lejanas a los eucaliptos. Esto puede ocurrir cuando los eucaliptos son nativos o introducidos y con plantas cultivadas o silvestres. La evidencia que apoya estas afirmaciones se presenta a continuación.

Efectos nocivos de eucaliptos nativos en condiciones silvestres.

En chaparrales costeros australianos donde hay *Eucalyptus baxteri*, varias especies simpátricas no crecen bajo la copa de este eucalipto aunque crecen frecuentemente bajo la copa de otras especies de arbustos vecinos (Del Moral *et al.*, 1978). En este caso, además de confirmar cuantitativamente la incidencia diferencial de especies bajo la copa del eucalipto, no hubo diferencias en el contenido de humedad y la cantidad de iluminación y nutrientes bajo la copa de *E. baxteri* y de otras especies de chaparral. Tampoco observaron indicios de que hubiera actividad animal diferente entre las especies de arbustos. Los autores también mostraron con bioensayos que los lixiviados o extractos de hojas de este eucalipto inhibieron la germinación de las especies que no crecían bajo *E. baxteri*.

En los bosques australianos de *E. regnans* F. Muell. (Ashton y Willis, 1982) y de *E. delegatensis* R.T. Baker (Bowman y Kirkpatrick, 1986) no hay regeneración natural de estas especies pues sus plántulas no sobreviven bajo las copas de estos árboles. En ambos casos se exploraron explicaciones adicionales a la alelopatía. Para *E. regnans* se encontró que la competencia por agua no fue importante, pero los pató-

genos podían explicar en parte la mortalidad de las plántulas. Sin embargo, encontraron que los exudados de raíces vivas de árboles adultos y el suelo cercano a los troncos de este eucalipto causaron achaparramiento severo de las plántulas. En el caso de *E. delegatensis* se encontró que la alelopatía explicaba muy poco la inhibición del crecimiento de las plántulas, pero que la competencia por agua explicaba su baja sobrevivencia y su pobre desempeño.

Efectos nocivos de eucaliptos introducidos sobre plantas silvestres.

Poore y Fries (1985) concluyeron en su revisión que las plantaciones de eucalipto, así como de otros árboles introducidos, causaban disminución de diversidad en la flora del sotobosque cuando se comparaban con plantaciones de árboles nativos. Evidencia más reciente indica que ciertas especies de eucalipto pueden reducir la diversidad y/o producción de biomasa de la flora de su sotobosque más que otras especies introducidas. Suresh y Rai (1988) compararon la productividad y diversidad del sotobosque de plantaciones de especies introducidas en India (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit., *Casuarina equisetifolia* Forst. & Forst. y *Eucalyptus tereticornis* Smith). Encontraron que el sotobosque de *L. leucocephala* tuvo menos especies que el de eucalipto y éste, a su vez, menos que el de casuarina. Sin embargo, la biomasa de la flora del sotobosque del eucalipto fue menor que las de las otras dos floras. Los autores atribuyeron estos efectos a aleloquímicos, pues no encontraron diferencias en nutrientes y humedad en los suelos de las plantaciones y de sitios abiertos. Así mismo, la cantidad de luz que alcanzaba al sotobosque era igual entre las plantaciones. Otros autores también han atribuido la baja densidad y diversidad de la vegetación de sotobosque de plantaciones de eucalipto a alelopatía (Al-Mousawi y Naib 1975, en Singh y Kohli, 1992).

En California, Del Moral y Müller (1969, 1970) realizaron trabajos intensivos probando la hipótesis del efecto alelopático de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. sobre especies anuales de pastizales adyacentes a los eucaliptos. Además de observar zonas desnudas de vegetación cerca de los árboles, también documentaron gradientes de escasez-abundancia e incremento de biomasa en la vegetación a medida que se incrementaba su lejanía de los troncos del eucalipto. Además de que constataron que no hubo diferencias en humedad o nutrientes en el suelo del gradiente mostraron con bioensayos que los lixiviados de las hojas y hojarasca eran inhibidores de la germinación y crecimiento de muchas de las plantas de los pastizales vecinos. Sin embargo, también encontraron que

las zonas de inhibición estaban ausentes cuando *E. camaldulensis* crecía en suelos arenosos.

Efectos nocivos de eucaliptos introducidos sobre cultivos en el campo.

a] *Cultivos perennes.* El rendimiento de la yuca (*Manihot esculenta* L.) se redujo cuando se cultivó junto con *Eucalyptus tereticornis* (Gosh *et al.*, 1989), y con un eucalipto híbrido (Gosh *et al.*, 1987). En ambos casos se atribuyó la disminución en rendimiento al sombreado y a la competencia por agua y nutrientes, aunque no se excluyó experimentalmente la alelopatía. En cultivos de mandarina coorg (*Citrus reticulata* Blanco) con *Casuarina equisetifolia*, *Grevillea robusta* A. Cunn. y *Eucalyptus* sp. el rendimiento del cítrico con *Casuarina equisetifolia* fue ligeramente mayor que en monocultivo y ligeramente menor que las que crecían con *Grevillea robusta*. El rendimiento de la mandarina plantada con el eucalipto fue el más bajo (Allolli *et al.*, 1988). Estos autores encontraron poca humedad y carbón orgánico en el suelo bajo los eucaliptos, en comparación con el suelo que estaba bajo otros árboles, por lo que sugirieron que esto fue la causa del bajo rendimiento de la mandarina. Un caso similar es el del mango (*Mangifera indica* L.) cuando crece cerca de vallas rompevientos de eucalipto en India. El crecimiento, altura, diámetro y rendimiento de los árboles de mango es menor que cuando hay cultivo monoespecífico o crece cerca de *Leucaena leucocephala* (Kamal-Sharma *et al.* 1995).

Todos los trabajos de esta sección no fueron diseñados para probar alelopatía, aunque muy posiblemente los eucaliptos resultan más competitivos que estos cultivos perennes y esto causa los efectos nocivos observados.

b] *Cultivos anuales.* La aplicación de hojarasca de eucalipto sobre cultivos (un experimento clásico para los que buscan probar alelopatía) no necesariamente resulta en efectos nocivos para los cultivos. Por ejemplo, Tomar *et al.* (1992) aplicaron 4 ton/ha de hojas secas de un eucalipto híbrido (posiblemente de *Eucalyptus tereticornis*), en surcos y después de la siembra, a cultivos de trigo y maíz. Los rendimientos fueron iguales o mayores que los obtenidos en suelo sin hojas de eucalipto. Más aún, estos rendimientos fueron similares a los obtenidos con cantidades similares de hojarasca de especies de otros géneros de árboles.

Al igual que con cultivos perennes, se ha mostrado que algunos eucaliptos son más eficientes que otras especies de árboles compitiendo con cultivos anuales; por ejemplo, el rendimiento de maíz, sorgo y garbanzo se ve reducido si se cultivan entre *Casuarina equisetifolia*, *Leucaena leucocephala* y *Eucalyptus tere-*

ticornis. Sin embargo, la reducción de rendimiento es mayor bajo la influencia de *E. tereticornis* (Rai y Suresh, 1988).

A diferencia de los experimentos anteriores, los hechos con cultivos anuales plantados en gradientes de distancia a eucaliptos, sugieren que la alelopatía ocurre en condiciones de campo. En general, se ha observado que las plantas cercanas a eucaliptos rinden menos y son de talla menor que las plantas lejanas a estos árboles. En los estudios reseñados a continuación se fertilizó o se cuidó que no hubiera diferencias en el contenido de humedad, nutrientes o iluminación (por ejemplo, sembrar donde no se proyecta sombra) en los gradientes de distancia con respecto a los eucaliptos. Basu *et al.* (1987) observaron papa y trigo cultivados en un gradiente de distancias perpendicular que se alejaba de una valla de *Eucalyptus tereticornis* y de papa en un gradiente similar respecto a una valla del árbol *Glyricidia* sp. A pesar de que no hubo diferencias en nutrientes, agua (había un canal entre los troncos de los árboles y los cultivos) o iluminación a lo largo del gradiente, las plantas que crecieron a 3.8 m de los eucaliptos produjeron 67% menos kilogramos de papa que las plantas que crecieron a 19.8 m. Las plantas que crecieron a 11.8 m de los eucaliptos produjeron 48.3% menos que las plantas crecidas a 20 m o más. El tamaño de las papas fue pequeño cerca de los eucaliptos y grande lejos de ellos. Las papas cercanas a *Glyricidia* sp. no sufrieron reducción en rendimiento ni en tamaño. En el trigo también se observaron reducciones en crecimiento que eran más fuertes mientras más cercano estaba el eucalipto. Igboanugo (1988) obtuvo resultados similares cuando sembró chile (*Capsicum annum* L.) en un gradiente de distancia de una plantación de *Eucalyptus citridora* Hook. f. y en otro gradiente de distancia con *Acacia auriculiformis* A. Cunn. El autor encontró que no hubo diferencias en forma o rendimiento del chile en el gradiente de distancia de la acacia, pero en el gradiente con eucalipto encontró reducción en rendimiento y en tamaño de frutos del chile. La inhibición fue total a 1 m de distancia del eucalipto, aunque ésta disminuyó gradualmente hasta desaparecer después de 5 m de distancia de los árboles. Kohli *et al.* (1990) encontraron patrones similares en tres localidades distantes entre sí. Cuando varios cultivos anuales se plantaron a varias distancias de *E. tereticornis* los efectos nocivos desaparecían a los 11 m de distancia de los árboles. Singh y Kohli (1992) encontraron que la distancia a la que desaparecía la inhibición alelopática de *E. tereticornis* fue variable según el cultivo con el que se experimentó. Con *Lens esculentum* L la inhibición desapareció a los 12 m de distancia del eucalipto, mientras que con *Triticum*

aestivum L., *Trifolium alexandrinum* L., *Brassica oleracea* L. y *Cicer arietinum* L. desapareció a los 9 m. Estos investigadores también extrajeron las fitotoxinas del suelo originadas por el eucalipto a diferentes distancias de los árboles. La concentración de compuestos extraídos del suelo superficial (0-5 cm) fue máxima a 1 m del árbol: 5 mg/g de suelo contra 1.8 mg/g de suelo sin eucalipto. La concentración de fitotoxinas fue de menos de 1.5 mg/g cuando el suelo fue extraído de profundidades de entre 30 y 65 cm sin importar la presencia de eucalipto. Las fitotoxinas extraídas inhibieron, en bioensayos, la germinación y crecimiento de *Lens esculentum* a partir de concentraciones de 0.05 por ciento.

Aunque en los experimentos que se acaban de reseñar se cuidó que no hubiera diferencias iniciales de nutrientes en el suelo, en ninguno se midió la cantidad de nutrientes disponibles al final del experimento. Esto podría indicar que los efectos observados podrían deberse a competencia antes que a alelopatía, si los niveles de nutrientes al final no fueran iguales en las parcelas experimentales (cf. Harper, 1977). Para el caso de Singh y Kohli (1992), la hipótesis de efectos alelopáticos es sólida, pues extrajeron las toxinas del suelo y con ellas indujeron efectos nocivos sobre una de sus especies experimentales simulando las concentraciones de toxinas del suelo.

Aunque en casi todos los experimentos anteriores se irrigó para aliviar la posible competencia por agua de los eucaliptos, no se excluye completamente la posibilidad de alguna competencia, pues los eucaliptos pudieron haber incrementado su demanda de agua con el riego. *Eucalyptus camaldulensis* y *E. tereticornis* tienen la mayoría de sus raíces distribuidas uniformemente en los 100 cm superficiales de limos arenosos, mientras que el maíz las distribuye en los primeros 50 cm (Jonsson *et al.*, 1988). Una exclusión completa de la posibilidad de competencia por agua puede lograrse mediante la excavación de trincheras que corten las raíces de los eucaliptos. Onyewotu *et al.* (1994) realizaron un experimento de este tipo con mijo (*Pennisetum typhoides* [muy posiblemente *P. glaucum* (L.) R.Br.] plantado en un gradiente de distancia con *Eucalyptus camaldulensis*, y mostraron que la presencia de trincheras eliminaba la reducción de rendimiento del mijo en las cercanías del árbol. Este experimento excluye la posibilidad de competencia por agua, pero no excluye la posibilidad de que las raíces vivas del eucalipto pudieran haber exudado aleloquímicos y contribuido a la inhibición del mijo. En contraste, las observaciones de Basu *et al.* (1987) sugieren efectos alelopáticos, pues los cultivos estaban separados de los árboles por un canal de 50 cm de profundidad.

También se han atribuido efectos alelopáticos indirectos de los eucaliptos sobre cultivos que no forman micorrizas por la supuesta acción de los aleloquímicos. Cultivos de leguminosas (*Cajanus* sp.) y girasol (*Helianthus annuus* L.) plantados entre dos hileras monoespecíficas de árboles separadas entre sí por 35 m (*Dendrocalamus strictus* Nees., *Tectona grandis* L., *Leucaena leucocephala*, *Casuarina equisetifolia*, *Dalbergia sissoo* Roxb. y *Eucalyptus tereticornis*) ejemplifican este efecto indirecto (Rajashchhara *et al.*, 1989). Se encontró en todos los casos, excepto con eucalipto, que la incidencia de micorrizas vesículo-arbusculares en los cultivos crecía a medida que la distancia al tronco de los árboles aumentaba. En la zonas flanqueadas por eucalipto las micorrizas fueron inhibidas totalmente. El resultado de este experimento es sugestivo para el caso de alelopatía, aunque faltaría excluir la posibilidad de que el estrés hídrico en los cultivos por competencia impidiera la micorrización.

Resumiendo esta sección, la evidencia de campo muestra que la hipótesis de alelopatía de algunas especies de eucalipto se apoya o es muy plausible contra varias especies nativas o introducidas que pueden ser cultivadas o silvestres. Además, se muestra que los efectos alelopáticos no ocurren en ciertos tipos de suelos y que la presencia de eucaliptos o de sus partes no afecta negativamente a varias especies de plantas. También es aparente que los eucaliptos son competidores más eficientes que otras especies arbóreas y cultivos y que en muchos, pero no todos los casos, esta habilidad competitiva parece explicar mejor los efectos nocivos de los eucaliptos sobre algunas plantas.

Incidencia de aleloquímicos en especies de eucaliptos deletéreos para otras plantas

Los eucaliptos, como todas las plantas, tienen varios tipos de aleloquímicos que pueden funcionar como antagonistas de herbívoros y fitopatógenos o alelopáticos. Las hojas y cortezas de los eucaliptos contienen numerosos ácidos fenólicos, flavonoides y taninos (Hillis, 1966, 1967; Okamura *et al.*, 1993 Souto *et al.*, 1994, 1995). Las hojas también contienen muchos monoterpenoides (principalmente cineol, limoneno, pinenos y felandrenos) (Del Moral y Müller, 1966; Nishimura *et al.*, 1984; Barton *et al.*, 1989) y otros floriglucinoses de mono o sesquiterpenos (Kokumai *et al.*, 1991). Muchas de estas sustancias, particularmente ácidos fenólicos y algunos monoterpenos han mostrado ser tóxicas *in vitro* contra varias especies de plantas (Singh *et al.*, 1991; Souto *et al.*, 1995).

Numerosos bioensayos muestran que extractos o lixiviados de hojas, corteza, hojarasca y semillas de

varias especies de eucalipto contienen aleloquímicos capaces de afectar negativamente a varias especies de plantas (cuadro 1). La conclusión abrumadora de estos estudios es que todas las especies de eucalipto probadas tienen sustancias que inhiben, en diferentes grados, el crecimiento y la germinación de muchas, pero no todas, las plantas expuestas *in vitro* o en invernadero a los extractos o lixiviados. En general, la inhibición se incrementa con la concentración de las sustancias obtenidas de las partes del eucalipto (p. ej. May y Ash, 1990; Kholi y Singh, 1991; Sanginga y Swift, 1992; Lisanewick y Michelsen, 1993). La concentración de estas sustancias en los medios usados en los bioensayos se incrementa cuando el material fuente es molido o fragmentado. Además, hay susceptibilidad diferencial a las sustancias dependiendo de la especie de cultivo probada (Tomar *et al.*, 1992; Lisanewick y Michelsen, 1993).

El uso de varios de estos estudios para concluir alelopatía es criticable pues la extrapolación de estos resultados a las condiciones naturales resulta difícil. Por un lado, muchos aleloquímicos son fitotóxicos y su sola presencia no es prueba de interacciones alelopáticas (Harper, 1977). Lo importante es que estos metabolitos deben liberarse y permanecer en el ambiente en concentraciones suficientes para producir inhibición en otras plantas. Muchos metabolitos secundarios son inestables o son adsorbidos por partículas de suelo o se difunden rápidamente con aire o agua y no necesariamente alcanzan concentraciones suficientes para tener efecto alelopático (Molina *et al.*, 1991). Por otro lado, en muchas ocasiones las técnicas usadas para extraer las presuntas sustancias alelopáticas no reflejan lo que ocurre en condiciones naturales y elevan artificialmente las concentraciones de las sustancias inhibitorias (May y Ash, 1990).

Liberación y acumulación naturales de aleloquímicos de eucaliptos en el ambiente

Los aleloquímicos de varias especies de eucaliptos han sido detectados y cuantificados en agua y suelo donde se han disuelto o acumulado naturalmente. De suelo cercano a eucaliptos se han detectado terpenoides, ácidos fenólicos y taninos en concentraciones suficientes para producir efectos alelopáticos (Del Moral y Müller, 1969, 1970; Nishimura *et al.*, 1984; Singh y Kohli, 1992). Lo mismo ha ocurrido con el agua de lluvia que ha lavado el follaje de eucaliptos o agua condensada en hojas expuestas a niebla con ácidos fenólicos y taninos (Del Moral y Müller, 1969).

Los trabajos donde se adiciona hojarasca u hojas a macetas también pueda dar evidencia de liberación de aleloquímicos siempre y cuando se controlen los

problemas de inmovilización de nitrógeno en el suelo y el cambio de textura edáfica. Cuando se agrega una fuente de materia orgánica pobre en nitrógeno, como lo son las hojas u hojarasca de eucalipto, y el suelo no es rico en este nutriente, se provoca un cambio en el balance Carbono/Nutrientes (C/N) en el suelo. El exceso de materia orgánica promueve el crecimiento de microbios edáficos que usan rápidamente el nitrógeno disponible en el suelo, por lo que se causan problemas de fertilidad para las plantas. Por ejemplo, la adición de hojarasca de *Eucalyptus grandis* W.Hill ex Maiden a macetas con suelo donde se sembró maíz provocó una disminución significativa de 68% en el peso de la parte aérea del maíz con respecto al sembrado en un suelo sin hojarasca en el primer año de cultivo. Esto podría haberse tomado como evidencia de alelopatía, sin embargo, en el segundo ciclo de cultivo donde no hubo adición nueva de hojarasca, el efecto se revirtió. El suelo que había recibido hojarasca en el primer ciclo produjo maíz 97% más pesado que el control en el segundo ciclo de cultivo (Sanginga y Zwift, 1992). Los autores interpretaron la inhibición en el primer año como resultado de la alteración en el balance C/N que produjo la inmovilización de los nutrientes. El incremento en el rendimiento se atribuyó a la liberación de los nutrientes que había en el suelo y a los que aportó la hojarasca del eucalipto después de que fue consumida por los microbios del suelo. Aunque esta explicación es muy factible, no excluye la posibilidad de que hubiera un efecto alelopático actuando en combinación con la inmovilización de nutrientes y de que las sustancias inhibitorias hubieran desaparecido en el segundo año.

Paulino *et al.* (1987) añadieron follaje y raíces de *Eucalyptus* sp. de Brasil a macetas con un latosol donde había crecido eucalipto y a otras con un podsol sin historial de eucalipto. En ambos casos hubo macetas testigo sin partes de eucalipto. Fertilizaron los suelos y después sembraron varias especies de leguminosas y un pasto forrajero. Encontraron que, donde se añadió follaje o raíces de eucalipto, el rendimiento, nodulación y crecimiento de las leguminosas fue significativamente menor en el suelo donde había crecido eucalipto. Sin embargo, el suelo sin historial de eucalipto añadido con follaje y raíces produjo leguminosas con rendimientos similares al de los suelos sin añadidos. Esto sucedió sin importar si los suelos tenían o no historial de cultivo de eucalipto. Estos investigadores encontraron que la leguminosa más sensible fue la soya perenne (*Glycine wigtii* Verdc.) comparada con *Desmodium intortum* (Mill.) Urb. y *Galactia striata* (Jacq.) Urb. También encontraron que el pasto forrajero *Panicum maximum* Jacq. no sufrió

ningún efecto adverso por la adición de partes de eucalipto en ninguno de los dos tipos de suelo. Este estudio sugiere que hubo efectos alelopáticos del follaje y raíces de eucalipto sobre las especies de leguminosas. Una explicación de esto es que el suelo donde creció eucalipto acumuló toxinas y el material de eucalipto liberó sustancias que actuaron conjuntamente con las del suelo. Otra es que el material de eucalipto liberó sustancias alelopáticas en concentraciones altas que fueron anuladas por el suelo donde no había crecido eucalipto mientras que en el otro suelo no ocurrió así. En un experimento similar en la India se reporta que el girasol, sorgo y lenteja son inhibidos en su germinación y crecimiento por suelo superficial de plantación de *Eucalyptus* sp. y por la hojarasca de esta especie (Suresh y Rai, 1987).

Liberación de aleloquímicos por eucaliptos o sus partes

Los estudios de May y Ash (1990) y de Molina *et al.* (1991) son los que ilustran mejor la liberación natural de aleloquímicos de tejidos de eucalipto vivos o muertos y la dinámica de liberación el tiempo de algunos de estos tejidos. May y Ash (1990) usaron técnicas que simulaban la caída diaria de lluvia sobre hojarasca, hojas del dosel y escurrimientos del tallo de varias especies de eucalipto en Australia. También colectaron exudados radiculares en cultivos hidropónicos de *E. globulus* Labill. y además suelo superficial de lugares con y sin eucaliptos. Encontraron que los escurrimientos de tallo de *E. rossii* R.T. Bak. & H.G. Sm., *E. globulus* y *E. macrorhyncha* F. Muell. ex Benth. inhibieron al menos en 50% la geminación de *Lolium perenne* L. y el crecimiento de *Lemna minor* L. En cambio, los lixiviados de hojarasca fresca y de corteza en concentraciones naturales no inhibieron a estas especies en el laboratorio, excepto la hojarasca de *E. macrorhyncha* y los lixiviados de corteza de *E. rossii*, que inhibieron el crecimiento de *Lemna minor*. Los lixiviados de hoja y corteza de *E. rubida* Deanne & Maid inhibieron el crecimiento de *E. globulus*, *Lolium perenne* y *Acacia saligna* (Labill.) H. Wendl. en macetas cuando fueron aplicados simulando eventos de lluvia. En cuanto a los suelos, encontraron que donde había crecido eucalipto, el suelo no inhibió diferencialmente la germinación de *L. perenne* comparado con suelo de pastizal. Sin embargo, sí encontraron que cuando cualquiera de estos suelos era regado con lixiviados de hojas y corteza, la germinación de esta especie era afectada. Además, encontraron que el efecto se hacía más pronunciado a medida que el suelo se regaba así durante más tiempo. Ellos duplicaron este efecto concentrando grandes volúmenes de lixiviado y virtiéndolo al suelo. Los exudados de raíces en cultivo

hidropónico de *E. globulus* resultaron muy poco activos; esto contrasta con la inhibición por raíces vivas producida por *E. regnans* sobre sus propias plántulas donde no había competencia entre el árbol y la plántula (Ashton y Willis, 1982).

Molina *et al.* (1991) colectaron lixiviados de hojarasca, follaje en pie y escurrimientos de tronco en una plantación de 23 años de *E. globulus* durante 5 meses. También colectaron suelo superficial de la plantación durante el mismo tiempo. Para saber si estos materiales derivados de la plantación de eucalipto producían aleloquímicos usaron semillas de lechuga como bioindicador. Encontraron que, en general, ni los lixiviados del follaje en pie ni los escurrimientos de tronco produjeron inhibición en la germinación o elongación de radícula de lechuga. En cambio, el suelo superficial inhibió la elongación de la radícula hasta en un 60% con respecto al testigo. Los lixiviados de hojarasca inhibieron la germinación de la lechuga hasta en un 90%. La cantidad de fitotoxinas liberada en condiciones de campo varió según la edad de la hojarasca; la nueva no produjo inhibición en germinación y elongación de la radícula. Sin embargo, al transcurrir el tiempo, la inhibición se presentó y alcanzó un máximo cuando la hojarasca tenía 30 días de edad. En esta fecha la germinación y la elongación de la radícula sólo alcanzaron un 50% de lo ocurrido con los testigos. Después, la capacidad de inhibición de los lixiviados de hojarasca fue disminuyendo gradualmente hasta que desapareció a los 60 días de edad. Aunque el estudio de Molina *et al.* (1991) sugiere fuertemente que *E. globulus* es alelopático, aún queda por demostrar estos efectos en condiciones campo. La toxicidad de la hojarasca de *E. globulus* en diferentes grados de descomposición y en diferentes suelos también ha sido estudiada por Souto *et al.* (1994). Se encontraron resultados diferentes a los del equipo de Molina en cuanto a la duración de la toxicidad, pues para Souto y colaboradores la toxicidad fue máxima al principio del proceso de descomposición de las hojas. Posiblemente los resultados de Molina y su equipo son más realistas pues trabajaron con lixiviados naturales, mientras que el otro equipo trabajó con extractos obtenidos después de remojar 24 horas con agua destilada a los restos de las hojas.

En su crítica de la alelopatía, Harper (1977) sugiere que los lixiviados de hojas, si contienen suficiente azúcar, pueden estimular a los microbios del suelo y éstos, después de crecer, hacer que el nitrógeno del suelo sea inaccesible para las plantas. Esto podría producir efectos nocivos en ciertas plantas que podrían atribuirse erróneamente a fitotoxinas. Este argumento supondría que las hojas sanas de plantas presuntamente alelopáticas liberarían cantidades gran-

des de azúcar sin perder su integridad física. Esta liberación de azúcar resultaría muy costosa y posiblemente tendría un efecto nocivo sobre la tasa de crecimiento de la planta. Más aun, la existencia de zonas de inhibición debería ser muy común alrededor de plantas que son atacadas por áfidos, pues el ataque de estos animales literalmente produce lluvia de azúcar que los áfidos no utilizan. Los experimentos de May y Ash (1990) y los de Molina *et al.* (1991) sugieren fuertemente que la explicación de Harper del azúcar lixiviado no es correcta para el caso del eucalipto. Por ejemplo, el suelo donde había crecido eucalipto que fue usado por May y Ash (1990), que supuestamente debería tener inmovilizado el nitrógeno después de mucho tiempo de llover azúcar, no fue inhibidor. En cambio, cuando se adicionó el lixiviado simulando la lluvia, la inhibición se presentó, más aun, los efectos sobre la germinación de lixiviados o extractos de suelo que son aplicados en caja de petri no tienen que ver con inmovilización de nitrógeno.

Discusión general

La evidencia presentada en esta revisión es convincente en cuanto que varias especies de eucalipto tienen efectos adversos en otras plantas. En varios de estos estudios, los efectos adversos no pueden atribuirse irrefutablemente a la alelopatía, sin embargo tampoco puede excluirse su posible papel nocivo. Otros estudios sugieren fuertemente que los aleloquímicos de los eucaliptos son responsables por una gran variedad de efectos adversos en las plantas. Aunque ningún trabajo reúne irrefutablemente todos los tipos de evidencia necesaria para demostrar alelopatía de eucaliptos, el conjunto de evidencia hace razonable decir que los efectos alelopáticos de varios eucaliptos en condiciones naturales existen. Sin embargo, el tipo de especies afectadas y el grado de afectación es muy variable. También es evidente que la capacidad alelopática varía de acuerdo a la especie del eucalipto. En algunas especies los efectos alelopáticos potenciales no se han detectado o son débiles, mientras que en otras especies son fuertes (Lisnewok y Michelsen, 1993; Cuadro 1). De hecho, en algunas especies de eucalipto algunos tejidos son inhibidores mientras que los mismos tejidos de otras especies no lo son (May y Ash, 1990).

Las distintas partes del eucalipto tienen diferente capacidad para liberar sustancias alelopáticas. En general, cualquier parte molida o pulverizada liberará más metabolitos secundarios que en forma entera. Los estudios realizados con este tipo de material son criticables por su artificialidad (May y Ash, 1990). Si las

partes son picadas o fragmentadas, su efecto también será mayor que las partes enteras de eucalipto. Los estudios que usan materiales picados podrían ser también criticables por su falta de realismo. Sin embargo, existen esquemas de manejo de plantaciones de eucalipto en Brasil donde se cosechan grandes extensiones donde los troncos se retiran y las ramas y hojas son picadas, dejadas en la superficie o incorporadas al suelo (F. Gili, comunicación personal). De acuerdo a los estudios de Molina *et al.* (1991) y de May y Ash (1990), este tipo de manejo causaría una liberación masiva de metabolitos secundarios. El suelo tiene capacidad de retener metabolitos secundarios, pero este tipo de liberación lo saturaría y posiblemente los metabolitos podrían viajar a los mantos freáticos. Aunque no hay mucha investigación sobre los efectos de los metabolitos de eucalipto en organismos acuáticos, se ha reportado que son tóxicos para ciertos peces. Esto sería alelopatía según la definición amplia de Rice (1984). Gehrke *et al.* (1993) simularon la caída natural de hojarasca (hojas y corteza) de *Eucalyptus camaldulensis* en estanques con el pez *Macquaria ambigua* (Richardson); ambas especies pueden tener contacto en Australia, la primera como árbol ripario o de bosques inundados estacionalmente y la segunda como pez nativo dulceacuicola. La hojarasca de eucalipto produjo hipoxia en el agua pero además liberó sustancias tóxicas que en conjunto causaron la muerte de todas las larvas del pez. La aereación del agua aumentó la sobrevivencia de las larvas al 76.6% con respecto a un testigo aereado sin hojarasca. Las sustancias solubilizadas del eucalipto aplicadas solas produjeron daños en las agallas de los peces juveniles y en concentraciones de 20 g de corteza por litro causaron su muerte. Sería recomendable investigar el potencial de los metabolitos secundarios del eucalipto para alcanzar los mantos freáticos y ríos y estimar cuáles serían los efectos sobre organismos acuáticos. En caso de que hubiera efectos, habría que diseñar esquemas de manejo en plantaciones donde los residuos se usen para producir composta o se eliminen.

La evidencia presentada también muestra que la actividad alelopática de las partes del eucalipto tiene intensidad diferente de acuerdo con la edad de los tejidos desprendidos del árbol. La actividad de la hojarasca o corteza de algunos eucaliptos dura entre 60 y 90 días, sin que las partes recién desprendidas sean necesariamente más inhibitorias (May y Ash, 1990; Molina *et al.*, 1991). El eucalipto se caracteriza por producir hojarasca continuamente, además de que su tasa de descomposición por organismos del suelo es más lenta que la de hojarasca de otras especies (Toky y Singh, 1993). Por lo anterior, se puede esperar que

una plantación de eucalipto va a producir aleloquímicos continuamente. Muchos de estos aleloquímicos son muy solubles en agua y pueden concentrarse en el suelo o en la superficie de las hojas y troncos cuando llueve poco o no llueve. Así, se puede esperar que las lluvias fuertes iniciales de la temporada y las subsecuentes lavarán estos aleloquímicos (May y Ash, 1989; Molina *et al.*, 1991) y dejarán sólo a los aleloquímicos que se retienen en el suelo en sus capas superficiales. Este suelo aun puede interferir con la germinación y crecimiento de varias especies cultivadas; por ejemplo, suelo de plantaciones de *E. citridora* (Igboanugo, 1988), *E. globulus* (Molina *et al.*, 1991), *E. tereticornis* (Kohli *et al.*, 1990; Singh y Kohli, 1992) y para *E. grandis*, *E. urophylla* S.T. Blake y un eucalipto híbrido (Espinosa-García y Martínez-Hernández, datos no publicados). Evidentemente, la cantidad de aleloquímicos retenida variará con el tipo de suelo. El suelo donde había crecido eucalipto que usaron (May y Ash, 1990) no produjo inhibición en sus plantas experimentales. Esto fue atribuido a la actividad de la edafobiota especializada en degradación de aleloquímicos de eucalipto. Aunque se podría esperar que hubiera evolución de edafobiotas capaces de degradar los aleloquímicos en plantaciones de eucaliptos introducidos, no hay evidencia concluyente para ello. La plantación donde trabajaron Molina *et al.* (1991) tenía 23 años de edad. Aun así, su suelo resultó inhibitorio independientemente de la lluvia que cayó en el período de su estudio. Por el contrario, Del Moral y Müller (1970) encontraron que el suelo bajo hojarasca de eucalipto y el suelo de un pastizal vecino retenían diferencialmente la capacidad de inhibir a *Bromus rigidus* cuando eran irrigados una vez con lixiviados de hojarasca. La actividad inhibitoria desaparecía más rápidamente en suelos usualmente cubiertos por hojarasca, aunque la actividad duraba lo mismo en ambos suelos si se impedía la acción de los microorganismos aerobios.

Muy posiblemente los aleloquímicos que se lavan fácilmente del suelo son ácidos fenólicos del eucalipto. Los aleloquímicos que se retienen posiblemente son compuestos fenólicos ligados al suelo y terpenoides absorbidos al suelo (Whitehead *et al.* 1983; Nishimura *et al.*, 1984; Barton *et al.*, 1989; Singh *et al.*, 1991). Algunas mediciones en pino (planta rica en terpenoides como el eucalipto) muestran que la hojarasca del pino piñonero produce una atmósfera de terpenoides que puede ser tóxica para varias especies (Wilt *et al.*, 1993). Los compuestos fenólicos frecuentemente han sido reponsabilizados de los efectos alelopáticos del eucalipto (por ejemplo Del Moral y Müller, 1969, 1970; Singh y Kohli, 1992; Souto *et al.*, 1994, 1995).

En plantas diferentes al eucalipto se ha mostrado que la concentración de compuestos fenólicos en los tejidos vegetales depende del balance interno carbono/nutrientes de la planta. Si la planta tiene suficientes nutrientes, los productos fotosintéticos serán usados en el crecimiento; si los nutrientes faltan, serán usados en la síntesis de metabolitos secundarios (Herms y Mattson, 1992). Aunque esto no se ha demostrado para eucaliptos, se puede esperar que así ocurra con estos árboles. Esto implicaría que plantaciones de eucalipto con suelo deficiente en nutrientes producirían y liberarían más compuestos fenólicos que plantaciones sin este problema.

La acumulación de aleloquímicos en los suelos de plantaciones y la habilidad competitiva del eucalipto tienen repercusiones en la composición florística del sotobosque. Únicamente las especies poco sensibles a este suelo y capaces de competir con el eucalipto podrán persistir. Lima (1987) muestra que un sotobosque diverso puede prosperar en una plantación de eucalipto en zonas húmedas. En zonas áridas o semiáridas un sotobosque diverso puede no existir, haciendo que pueda haber problemas de erosión (Alexander, 1989). Cuando una plantación de eucalipto se cosecha y no se renueva para dar otro uso a la tierra, los efectos de los eucaliptos pueden durar algunos meses. Después de este tiempo, el suelo puede volverse adecuado para cultivos si no ha habido erosión (Sanginga y Zwift, 1992). Se ha propuesto que la quema de residuos u hojarasca del eucalipto puede aliviar efectos alelopáticos eliminando fuentes de aleloquímicos y aleloquímicos de la capa superficial del suelo (Bhaskar *et al.*, 1992).

Varias especies de eucalipto pueden tener también efectos nocivos indirectos sobre otras plantas. Es posible que algunas especies de eucalipto inhiban a los hongos y bacterias implicados en la formación de micorrizas o en la formación de nódulos fijadores de nitrógeno (Paulino *et al.*, 1987; Rajashekhara *et al.*, 1989). Aunque el néctar de las flores de algunas especies de eucaliptos es usado extensivamente por abejas europeas (*Apis mellifera* L.) para producir miel que se explota comercialmente (véase p. ej. Martínez-Gómez *et al.*, 1993), este néctar puede ser tóxico para especies de polinizadores indígenas. Los árboles en floración de *Eucalyptus camaldulensis*, situados en los bordes de la reserva ecológica del Pedregal de la Universidad Nacional Autónoma de México, en ciertas épocas del año se ven rodeados por numerosos abejorros (*Bombus* sp.) muertos (F.J. Espinosa, observación personal). Este fenómeno también se observa en otras áreas de la capital de México (R. Dirzo, comunicación personal). Es posible que su muerte se deba a metabolitos secundarios en el néctar. Si esto se

confirmara, *E. camaldulensis* podría estar afectando indirectamente a otras especies de plantas, pues estaría bajando la probabilidad de que fueran polinizadas y produjeran frutos y semillas.

Muchos de los estudios sobre alelopatía se han concentrado en los efectos de unas cuantas especies introducidas. Los estudios reseñados en el cuadro 1 no fueron seleccionados por la especie de eucalipto que fue estudiada y muy posiblemente representa bien la literatura sobre alelopatía y eucaliptos. En este cuadro, *E. globulus*, fue estudiado 12 veces al igual que *E. tereticornis*, *E. citridora* 5 veces, *E. camaldulensis* 4 veces y *E. grandis* y *E. macrorhyncha* 2 veces cada uno. Aunque se podría alegar que estas pocas especies son las que han dado reputación de alelopáticas, también se han mostrado efectos y/o potencial alelopáticos para otras 9 especies de eucalipto, inclusive en Australia (Del Moral *et al.*, 1978; Ashton y Willis, 1982; Bowman y Kirkpatrick, 1986; May y Ash, 1990). De cualquier manera, el sesgo en el estudio de especies de eucalipto sugiere precaución en cuanto a la suposición de efectos alelopáticos en los cientos de especies de eucalipto nativas y de las más de dos decenas introducidas.

La evaluación completa de los alcances de los efectos alelopáticos del eucalipto requiere de investigación sobre: a) La interacción de los diferentes tipos de suelo con los aleloquímicos del eucalipto. En particular: i) la cantidad de aleloquímicos retenidos y ii) la migración de los aleloquímicos a través del suelo y su posible llegada al manto freático y ríos; b) la cantidad de aleloquímicos producidos a lo largo del año bajo diferentes esquemas de manejo y después de la cosecha de troncos; c) la estabilidad de los aleloquímicos en el ambiente y la actividad biológica de los productos derivados naturalmente de los aleloquímicos y d) si los aleloquímicos alcanzan mantos freáticos y ríos, estudiar sus efectos en diferentes concentraciones sobre organismos acuáticos de la región.

Es claro que muchas especies de eucalipto son valiosas pues pueden producir satisfactores para el ser humano de una manera muy eficiente. Sin embargo, también es claro que el uso de estas especies también puede producir problemas ambientales y de otra índole. Las afirmaciones populares acerca de la alelopatía en eucaliptos ("Las plantaciones de eucalipto producen desiertos verdes", "Los eucaliptos envenenan al suelo para otras plantas") pueden ser verdades a medias que no se pueden aplicar a todas las especies de eucalipto en todas las condiciones ambientales en las que se pueden cultivar. Tampoco se puede decir que los efectos alelopáticos y su magnitud son generales sobre todas las especies vegetales. Ciertamente, plantaciones de especies de otros géneros

también pueden causar problemas ambientales (Poore y Fries, 1985). El conjunto de evidencias presentadas en esta revisión sugiere que las plantaciones de varias especies de eucalipto pueden causar problemas ambientales por alelopatía que dependen de varios factores. Éstos están relacionados con la especie de eucalipto en cuestión, el suelo donde crece, los cultivos o vegetación vecina, el régimen de lluvias, los mantos freáticos y ríos de la región y el manejo de la plantación. Es muy posible que un estudio cuidadoso de todos estos factores determine si una plan-

tación de eucalipto puede establecerse en una región sin causar problemas o, en caso contrario, determine cuál es el esquema de manejo que minimice los efectos de la plantación sobre otras especies de plantas.

Agradecimientos

Agradezco al Dr. Rodolfo Dirzo y a un revisor anónimo la lectura crítica del manuscrito y a Hugo A. Espinosa por su ayuda en la obtención de material bibliográfico

Cuadro 1. Experimentos u observaciones relacionados a la demostración de efectos alelopáticos causados por especies de eucaliptos. Los trabajos de laboratorio están al principio seguidos por los de invernadero y finalmente los de campo. Los reportes que implican dos o más tipos de experimentos se encuentran entre los reportes que sólo usaron un tipo de experimento u observación. Los trabajos consultados como resumen están marcados con (R).

Especie Referencia	Tipo de experimento	Especie blanco	Variable de respuesta	Efecto	Comentarios
<i>E. globulus</i> <i>E. citridora</i> Singh <i>et al.</i> , 1991	Bioensayos con aceites esenciales de hojas de eucalipto y con algunos de sus componentes adsorbidos al suelo y/o en estado gaseoso.	<i>Phaseolus aureus</i>	Germinación, crecimiento y contenido de agua de plántulas.	Inhibición del crecimiento y contenido de agua bajo en las plántulas con concentraciones bajas y altas de aceites esenciales y sus componentes adsorbidos y/o vaporizados sobre el suelo. La germinación sólo se inhibió con concentraciones medias o altas de los aceites esenciales.	No hay elementos para juzgar si las concentraciones usadas en los bioensayos simulan las concentraciones de aleloquímicos en suelo o atmósferas naturales.
<i>E. globulus</i> Konar & Kushari, 1989	Bioensayo de laboratorio con lixiviados foliares de un eucalipto y <i>Mangifera indica</i> , <i>Shorea robusta</i> y <i>Tectona grandis</i> .	<i>Costus speciosus</i>	Número de brotes y crecimiento en rizomas; concentración de diosgenina en los rizomas.	Los lixiviados de eucalipto inhibieron el crecimiento y el número de brotes en los rizomas. Además, los rizomas tuvieron menos diosgenina que los rizomas no tratados o tratados con lixiviados de las otras especies. Los rizomas tratados con lixiviados de las otras especies incrementaron su porcentaje de brotes, acortaron el tiempo necesario para brote y promovieron el crecimiento subsecuente. Además, su contenido de diosgenina no fue afectado o se incrementó.	Los lixiviados fueron obtenidos por remojo de hojas enteras.
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> <i>E. tereticornis</i> Sanker & Rai, 1993 (R)	No se especifica, posiblemente en laboratorio. Lixiviados por remojo de semillas 24 o 48 hrs.	<i>Capsicum</i> sp. <i>Lycopersicum</i> sp. <i>Solanum melanogena</i> <i>Abelmoschus esculentus</i> <i>Vigna unguiculata</i>	Germinación.	Inhibición en chile y jitomate. El resto de las especies no fueron inhibidas.	No se menciona cantidad de semilla usada para remojar ni en qué volumen de agua. Información insuficiente para juzgar realismo del experimento.

Especie Referencia	Tipo de experimento	Especie blanco	Variable de respuesta	Efecto	Comentarios
<i>Eucalyptus youmanii</i> <i>Eucalyptus macrorhyncha</i> Bansal et al., 1992	Extractos acuosos de hojas (remojo) con y sin carbón activado en cajas petri.	<i>Triticum aestivum</i> (dos variedades) <i>Raphanus sativus</i>	Crecimiento de plántulas	<i>E. macrorhyncha</i> solo inhibió fuertemente a una variedad de trigo. <i>E. youmanii</i> inhibió raíz y tallo de una variedad de trigo mientras que la otra variedad fue estimulada. El carbón activado disminuyó significativamente los efectos.	Muestra inhibición dependiente de la concentración. También inhibición diferencial que depende de la especie y del tipo de variedad dentro de una especie.
<i>Eucalyptus</i> sp. (brasileño) Bruna et al., 1989 (R)	Extractos acuosos de hojarasca en cajas petri.	Microbiota del suelo.	Crecimiento de colonias microbianas en cajas petri.	Crecimiento bacteriano fuertemente inhibido, número de colonias de hongos no afectado.	Resumen demasiado escueto.
<i>E. tereticornis</i> Nandal et al., 1992. (R)	Extractos acuosos de hojas senescentes.	<i>Raphanus sativus</i> <i>Allium cepa</i> <i>Solanum melongena</i> <i>Trigonella foenumgraecum</i>	Germinación y crecimiento de plántulas.	Efectos inhibidores que variaron con la concentración del extracto. En algunos casos hubo efectos estimulantes.	También se probaron extractos de hojas de <i>Populus deltoides</i> , que también fue inhibidor.
Eucalipto híbrido (<i>E. tereticornis</i>) Sharma et al., 1987 (R)	Lixiviados de hojas en cajas de petri.	<i>Triticum aestivum</i> <i>Brassica juncea</i> <i>Pisum sativum</i> <i>Lens esculenta</i>	Germinación y crecimiento de plántulas.	La germinación de <i>B. juncea</i> fue afectada. Para los demás cultivos la inhibición fue ligera. El crecimiento y vigor de todos los cultivos fue inhibido. El eucalipto ocupó el tercer lugar de inhibición en un grupo de cuatro especies de árboles.	Se probaron otras tres especies de árboles como fuente de alelopáticos (<i>Acacia nilotica</i> , <i>Dalbergia sissoo</i> , <i>Morus alba</i>). Se documentó la susceptibilidad diferencial de los cultivos a los lixiviados.
<i>E. citridora</i> Nishimura et al., 1984	Bioensayos con p-metano-3-8-dioles de hojas de eucalipto en diferentes concentraciones; detección de los aleloquímicos en suelo.	<i>Echinochloa crusgalli</i> <i>Eucalyptus citridora</i> <i>Lactuca sativa</i> <i>Lepidium sativum</i> <i>Oryza sativa</i> <i>Setaria viridis</i>	Germinación y crecimiento de plántulas.	Inhibición diferencial según las especies. Para germinación, entre 0 y 20 % a 30 ppm de concentración y 2 y 100% con 300 ppm. Para plántulas entre 0 y 8% con 10 ppm y entre 2 y 100% con 300 ppm. Las semillas y plántulas más resistentes fueron <i>Oryza sativa</i> y <i>Eucalyptus citridora</i> .	Asilados de las hojas y del suelo de bosque australiano de eucalipto. La concentración de los aleloquímicos es ese suelo fue de 15 ppm. Los autores especulan que su método de extracción fue ineficiente y/o los aleloquímicos fueron degradados por microbios.
<i>E. tereticornis</i> Joshi et al., 1992 (R)	Bioensayo de laboratorio donde las semillas se embebieron en extractos acuosos de hojarasca fresca y de parcialmente descompuesta. Se midió la concentración de fenoles en los extractos. También se trabajó con hojarasca de otras 9 especies de árboles.	<i>Brassica juncea</i> <i>Pisum sativum</i> <i>Triticum aestivum</i> <i>Zea mays</i>	Germinación.	Inhibición mayor con hojarasca fresca. El grado de inhibición estuvo relacionado directamente al contenido de fenoles en los extractos. El eucalipto estuvo en el grupo de árboles más inhibidores. <i>B. juncea</i> y <i>P. sativum</i> fueron más inhibidos que el trigo y el maíz.	Las otras especies de árboles cuya hojarasca fue probada son: <i>Albizia lebbek</i> , <i>Azadirachta indica</i> , <i>Bombax ceiba</i> , <i>Casuarina equisetifolia</i> , <i>Dalbergia sissoo</i> , <i>Leucaena leucocephala</i> , <i>Populus deltoides</i> , <i>Sesbania aculeata</i> , <i>Syzygium cumini</i> .

Especie Referencia	Tipo de experimento	Especie blanco	Variable de respuesta	Efecto	Comentarios
<i>E. globulus</i> Domínguez et al., 1988 (R)	Suelo de bosque de eucalipto cubierto con una capa gruesa de hojarasca de eucalipto. Extractos acuosos de hojas.	<i>Lactuca sativa</i> <i>Eucalyptus globulus</i>	Germinación en suelo germinación, <i>in vitro</i>	Germinación normal en suelo. <i>In vitro</i> para lechuga, inhibición del 47% en extractos enteros y 24% en extractos sin polifenoles. Para eucalipto no hay inhibición	No se especifica la edad de la hojarasca ni cómo fueron irrigadas las macetas. También se probaron otras especies de árboles como fuente de alelopáticos. El eucalipto fue el más inhibidor para la lechuga.
<i>E. globulus</i> Souto et al., 1994	Bioensayos en cajas petri con extractos acuosos de homogeneizados de hojas de caída reciente enterradas <i>in situ</i> y otros 3 suelos con diferentes plantaciones hasta por un año.	<i>Lactuca sativa</i>	Germinación y elongación de la radícula	Las hojas de eucalipto fueron tóxicas para germinación sin importar el suelo en que se descomposieron los primeros 30 días. La inhibición de crecimiento se mantuvo hasta 180 días. Después de esos periodos el suelo se vuelve importante preservando la toxicidad de la hojarasca de eucalipto y haciendo que se vuelvan tóxicas las hojarasca de otras tres especies. Los suelos de eucalipto y acacia son los más inhibidores, hasta 180 días para la germinación y hasta 365 días para el crecimiento.	
<i>E. globulus</i> Souto et al., 1995	Bioensayos en cajas de Petri con aleloquímicos puros presentes en hojas, con suelos donde crece eucalipto y con extractos acuosos de hojarasca enterrada y recuperada periódicamente. También se estudiaron <i>Acacia melanoxylon</i> y <i>Pinus radiata</i> .	<i>Dactylis glomerata</i> <i>Lactuca sativa</i> <i>Trifolium repens</i>	Germinación y elongación de la radícula	La mayoría de los compuestos fenólicos inhibieron de un 40 al 100% la germinación o el crecimiento de las especies en una concentración de 5 mM. La inhibición fue leve o media en concentraciones de 1 mM o menos para <i>L. sativa</i> , aunque algunos aleloquímicos fueron estimulantes en estas concentraciones. El suelo de eucalipto no inhibió la germinación de las especies aunque sí redujo en un 40% la elongación de la radícula de <i>Dactylis glomerata</i> . El suelo de acacia fue más inhibidor que el de eucalipto. Los extractos de hojarasca en descomposición fueron tóxicos para lechuga hasta 30 días. A los 180 o 365 días ya no fueron tóxicos.	Se detectaron en hojas y corteza los compuestos fenólicos que se ensayaron puros. Para el caso de los extractos no hay elementos para juzgar si las concentraciones usadas en los bioensayos simulan las concentraciones de aleloquímicos en suelo natural.
<i>E. globulus</i> Del Moral & Muller, 1969	Bioensayos en caja de Petri con condensados de niebla por hojas de eucalipto y por lixiviados de hojas obtenidos con agua rociada.	<i>Bromus rigidus</i> <i>Festuca megalura</i> <i>Bromus mollis</i> <i>Lolium multiflorum</i> <i>Avena fatua</i> <i>Hordeum leporinum</i> <i>Eucalyptus globulus</i>	Elongación radicular.	El agua condensada por las hojas de eucalipto colectada en seis eventos de neblina redujo la elongación de la radícula de <i>B. rigidus</i> (la única planta usada en este experimento) en todos los eventos. La inhibición fue mayor en algunos eventos cuando la neblina duró menos y por lo tanto los aleloquímicos estuvieron menos concentrados. Los lixiviados artificiales redujeron el crecimiento radicular de las especies en 78 al 47 % con respecto al testigo (agua destilada).	Los aleloquímicos fueron detectados en los condensados naturales y artificiales. Los principales ácidos fenólicos fueron: elágico, clorogénico, <i>p</i> -coumarilquinico y genticóico. También se detectaron taninos.

Especie Referencia	Tipo de experimento	Especie blanco	Variable de respuesta	Efecto	Comentarios
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> <i>E. globulus</i> <i>E. saligna</i> Lisanework & Michelsen, 1993	Bioensayos en cajas petri y experimentos con macetas irrigadas con extractos en varias concentraciones. Las plántulas en maceta se irrigaron durante todo el experimento con una solución de nutrientes.	<i>Cicer arietinum</i> <i>Eragrostis tef</i> <i>Pisum sativum</i> <i>Zea mays</i>	Germinación y elongación de radícula; crecimiento de plántulas.	<i>Cicer arietinum</i> fue afectado severamente en su germinación con todas las concentraciones de los extractos de todas las especies de árboles. El maíz sólo sufrió inhibición ligera con altas concentraciones de extracto de <i>E. camaldulensis</i> y <i>E. saligna</i> . La germinación de los otros dos cultivos se inhibió progresivamente de acuerdo al incremento de la concentración del extracto. <i>E. globulus</i> fue menos inhibidor que las otras dos especies de eucalipto. La elongación de radícula de todas las especies blanco fue inhibida. Todos los extractos de todas las plantas fuente redujeron el peso seco de las plántulas de maceta de todas las especies blanco sin importar la concentración del extracto.	No se dan elementos para juzgar si las concentraciones usadas simulaban concentraciones naturales. También se probaron extractos de <i>Cupressus lusitanica</i> . Se documentó susceptibilidad diferencial de los cultivos y potencial alelopático diferencial para los cuatro especies de árbol. Trabajo hecho en Etiopía.
<i>E. globulus</i> Molina et al., 1991	Bioensayos en cajas petri con lixiviados naturales de hojas en pie, de hojarasca, escurrimiento de tallos y percolados de suelo. Los lixiviados, percolados y escurrimientos fueron colectados durante 6 meses después de cada evento de lluvia.	<i>Lactuca sativa</i>	Germinación y crecimiento de plántulas.	Los lixiviados de hojas en pie y los percolados de suelo solo resultaron inhibidores sólo un día. El contacto directo con suelo superficial no inhibió la germinación pero redujo hasta 60% la elongación de la radícula en 17 de los 20 eventos de lluvia. Los lixiviados de hojarasca no fueron inhibidores el primer día después de su caída, pero su acción sobre la germinación y largo de radícula se incrementó hasta alcanzar un 50% de inhibición a los 30 días de edad de la hojarasca. La inhibición bajó gradualmente hasta desaparecer a los 45 días.	Las concentraciones de los lixiviados de hojarasca estuvieron dentro del rango natural hallado en la plantación.
<i>E. globulus</i> ssp. <i>bicostata</i> <i>E. maculata</i> <i>Eucalyptus macrorhyncha</i> <i>E. rossii</i> <i>E. rubida</i> May & Ash, 1990	Bioensayos en cajas petri o en macetas con lixiviados de hojas, hojarasca y escurrimientos de tallo. Las soluciones resultantes fueron obtenidas simulando eventos naturales o directamente en el campo durante o después de las lluvias. También bioensayos con volátiles de hojas frescas y experimentos para mostrar si los aleloquímicos se acumulaban en el suelo.	<i>Lolium perenne</i> <i>Lemna minor</i> <i>Eucalyptus globulus</i> <i>Acacia saligna</i>	Germinación y/o crecimiento de plántulas; crecimiento de plantas de <i>Lemna minor</i> .	Ninguna de las soluciones de los eucaliptos, excepto lixiviados de hojarasca y corteza desprendida de <i>E. macrorhyncha</i> y <i>E. rossii</i> respectivamente, fueron inhibidoras en cajas petri. Las plántulas blanco en maceta fueron mediana o fuertemente inhibidas por lixiviados de hojarasca y de corteza de <i>E. rubida</i> . La actividad de los lixiviados disminuye con la edad de la hojarasca en el campo y algunos compuestos inhibidores permanecen activos en material de 5 meses de edad. Los suelos que fueron regados con lixiviados durante 10 días se volvieron inhibidores de la germinación de <i>Lolium perenne</i> . Se logró el mismo efecto con suelo regado una vez con lixiviados concentrados 10X.	Trabajo realizado en Australia.

Especie Referencia	Tipo de experimento	Especie blanco	Variable de respuesta	Efecto	Comentarios
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> <i>E. grandis</i> , <i>E. tereticornis</i> y eucalipto híbrido Shivanna <i>et al.</i> , 1992 (R)	Interplantado en plantaciones de 5 años de edad Suelo de 3 plantaciones	<i>Vigna unguiculata</i> <i>Sesamum indicum</i> <i>Eleusine coracana</i> <i>Oryza sativa</i> <i>Sorghum bicolor</i> <i>Setaria sp.</i> <i>pigeon pea</i> <i>Macrotyloma uniflorum</i> <i>Vigna unguiculata</i> <i>Lablab purpureus</i>	Germinación sobrevivencia de plántulas.	Reducción fuerte y mortalidad alta en campo. En invernadero, reducción en las gramíneas; las dicotiledóneas fueron tolerantes.	Autores atribuyen efecto a estrés hídrico y competencia. No se especifica diseño experimental. Los autores atribuyen las reducciones a alelopatía, aunque indica que fueron pequeñas (10% de reducción).
<i>Eucalyptus</i> sp. Paulino <i>et al.</i> , 1987	Experimento de invernadero con suelos con y sin antecedentes de cultivo de eucalipto y con y sin raíces y hojas de eucalipto.	<i>Glycine wightii</i> <i>Desmodium inornatum</i> <i>Galactia striata</i> <i>Panicum maximum</i>	Crecimiento; también nodulación en leguminosas.	El pasto no fue inhibido bajo ninguna condición experimental. Las leguminosas fueron inhibidas en su crecimiento y nodulación en los suelos con historial de eucalipto. Las hojas secas de eucalipto incorporadas al suelo inhibieron el crecimiento y nodulación de las leguminosas.	Se corrigió la acidez de los suelos, para que ambos tuvieran el pH óptimo para cada tipo de cultivo. También se fertilizaron ambos suelos.
<i>E. globulus</i> <i>E. citridora</i> Kohli & Singh, 1991	Bioensayos con aceites esenciales de hojas de eucalipto y con algunos de sus componentes en estado gaseoso. Pruebas en cajas de petri y con plantas en macetas pequeñas.	<i>Phaseolus aureus</i> <i>Lens esculentum</i> <i>Hordeum vulgare</i> <i>Avena sativa</i>	Germinación, crecimiento de plántulas, sobrevivencia celular y contenido de agua y clorofila en hojas.	Reducción en todas las variables, <i>P. aureus</i> fue el menos afectado, el aceite de <i>E. citridora</i> tuvo un efecto inhibidor más fuerte que el aceite de <i>E. globulus</i> . El limoneno y cineol puros tuvieron efectos diferenciales sobre las especies blanco.	No hay elementos para juzgar si las concentraciones usadas en los bioensayos simulan las condiciones naturales. Los autores proponen que el efecto alelopático ocurre debido a la interferencia de los aleloquímicos con procesos de respiración y fotosintéticos.
<i>E. tereticornis</i> Bhaskar <i>et al.</i> , 1992 (R)	Experimento en invernadero con hojarasca molida quemada (cenizas) y sin quemar en proporciones de 5 al 50% del peso del suelo (arena) de la maceta.	<i>Eleusine coracana</i>	Germinación, altura y número de hojas de las plántulas.	La germinación fue inhibida a partir de una proporción del 15% de hojarasca molida y sin quemar. La altura y número de hojas en las plántulas también se redujeron. Las cenizas de hojarasca no tuvieron efecto inhibidor y hasta estimularon la germinación comparada con las macetas testigo (arena sola).	Los autores concluyen que la quema elimina las propiedades alelopáticas de la hojarasca de <i>E. tereticornis</i> . Sin embargo, no se controló el efecto de la materia orgánica añadida sobre la disposición de nutrientes, por lo que la ausencia de efectos alelopáticos solo puede aplicarse a la ausencia de inhibición en la germinación.
<i>E. globulus</i> Konar & Kushari, 1995	Bioensayos en macetas con lixiviados de hojas juveniles, maduras y senescentes en tres concentraciones	<i>Costus speciosus</i>	Concentración de clorofila, nitrógeno foliar y diosgenina en rizomas; biomasa.	Todos los lixiviados fueron inhibidores para todas las variables sin importar la edad de la hoja lixiviada. A mayor concentración del lixiviado, mayor inhibición.	Los lixiviados fueron obtenidos por remojo de hojas enteras.

Especie Referencia	Tipo de experimento	Especie blanco	Variable de respuesta	Efecto	Comentarios
<i>E. tereticornis</i> Sidhu & Hans, 1988 (R)	Experimento de invernadero con macetas con suelo adicionado con 0, 1, 3 y 5% de ramas con hojas picadas. La mitad de las macetas fueron fertilizadas con NPK.	<i>Triticum aestivum</i>	Peso seco, número de brotes por planta y altura, en plantas de ca. 150 días.	Todas las plantas en suelo adicionado crecieron significativamente menos que las plantas testigo. La reducción fue mayor mientras más biomasa de eucalipto fue adicionada. La presencia de fertilizante no mejoró significativamente el desempeño de las plantas que crecieron en el suelo con eucalipto.	La adición de ramas y hojas picadas al suelo no simula la caída natural de hojarasca. Además el picado aumenta artificialmente la cantidad de aleloquímicos que se liberan en el suelo.
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> Onyewotu & Stigter, 1995	Cajas con fragmentos de hojas, raíces y hojarasca.	<i>Pennisetum tiphoides</i>	No se indica.	Los autores mencionan que el experimento de alelopatía "dió resultados inconsistentes", pero no se presentan tablas de estos resultados. Tampoco se explica el diseño ni detalles del experimento.	Puesto que no hay datos no se puede saber si la conclusión de los autores de que no hay efectos alelopáticos es correcta. La mayor parte del artículo es una reseña de otro donde se muestra que la competencia por agua es importante en la reducción del rendimiento del <i>Pennisetum tiphoides</i> (Onyewotu et al., 1994).
<i>E. tereticornis</i> Dalal et al., 1992 (R)	Observaciones de campo cerca de árboles en zonas áridas.	Varios cultivos (no especificados en el resumen).	Zonas desnudas y estimadores de crecimiento vegetal.	Inhibición, aunque menos que otras tres especies de otros géneros de árboles.	No se sabe si los efectos se deben a alelopatía o a otro factor. Se probaron 7 especies de árboles de diferentes géneros.
<i>E. citridora</i> Igboanugo, 1988a.	Experimento de campo sembrando plántulas de 3.5 semanas a diferentes distancias del lado sur de eucaliptos y de acacias (testigo). Las plántulas fueron regadas	<i>Capsicum annum</i>	Crecimiento y rendimiento.	Las plántulas de chile a 2 m de eucalipto murieron. El rendimiento se fue incrementando hasta que fue máximo a los 8 m de distancia del eucalipto. La acacia no tuvo efecto negativo sobre el chile.	La competencia por agua queda excluida al igual que el efecto de sombra. No se controló el contenido de nutrientes del suelo. Cerca de los eucaliptos había materia orgánica baja y pH bajo. Sin embargo M.O. alta cerca de acacias no mejoró el rendimiento de chiles.
<i>E. tereticornis</i> Basu et al., 1987 (R)	Observaciones de campo en cultivos sembrados cerca de hileras de eucaliptos. (papa y trigo) y de hileras de árboles <i>Glyricidia</i> sp. (papa).	<i>Solanum tuberosum</i> <i>Triticum aestivum</i>	Rendimiento y tamaño de papa. Tamaño en trigo.	El rendimiento de la papa y el trigo se redujo al igual que el tamaño del tubérculo en los surcos cercanos al eucalipto. La papa cerca de <i>Glyricidia</i> sp. no sufrió reducción. El rendimiento no se afectó a 19.8 m del eucalipto para la papa.	La competencia por agua se excluyó porque había un canal entre los árboles y los cultivos. Los suelos de los diferentes surcos no difirieron en C y N orgánicos, CEC, P disponible ni Ca, Mg, Na y K intercambiables. Solo difirieron

Especie Referencia	Tipo de experimento	Especie blanco	Variable de respuesta	Efecto	Comentarios
<i>Eucalyptus citridora</i> <i>Eucalyptus camaldulensis</i> <i>E. grandis</i> Igboanugo, 1988b	Experimento entre plantación rala con 3 especies de eucalipto y pastizal de sabana.	<i>Vigna unguiculata</i> <i>Zea mays</i> <i>Sorghum bicolor</i>	Rendimiento y crecimiento de los cultivos.	<i>Vigna</i> fue inhibida en su rendimiento en la plantación 135 kg/ha vs. 658.9 kg/ha en pastizal. La fertilización con NPK disminuye parcialmente la inhibición (473.7 vs 886.2 kg/ha). No hay efecto de los eucaliptos en maíz y sorgo.	ron en pH, pues los suelos cerca de eucalipto fueron más ácidos que los de <i>Glyricidia</i> sp. o los lejanos al eucalipto. No se diseñó el experimento para separar alelopatía de la competencia por agua. No hubo diferencias significativas en iluminación entre la plantación y sabana.
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> Del Moral & Muller, 1970	Observaciones de campo (luz, agua nutrientes, cobertura vegetal, incidencia de plántulas). Análisis de aleloquímicos de material vegetal y de suelo. Bioensayos en laboratorio con aleloquímicos y partes vegetales. Experimentos de campo con hojarasca, tipo de suelo y humedad del suelo.	Pastizales introducidos en California. <i>Avena fatua</i> <i>Bromus rigidus</i> <i>Bromus mollis</i> <i>Eucalyptus camaldulensis</i> <i>Festuca megalura</i> <i>Hordeum leporinum</i> <i>Trifolium hirtum</i>	Crecimiento, sobrevivencia, abundancia, germinación, retención de aleloquímicos por diferentes tipos de suelo	Se documentó inhibición severa en la vegetación anual en el área de influencia de los eucaliptos. El patrón no se explica por la acción de los herbívoros o granívoros ni por competencia por luz o nutrientes. La competencia por agua es importante pero no explica la ausencia de plantas en esa zona. Se aislaron terpenos de eucalipto que estaban adsorbidos en el suelo; los terpenos adsorbidos fueron tóxicos para la germinación de varias especies. Se identificaron 10 compuestos fenólicos de hojarasca que fueron inhibidores en bioensayo para la germinación de <i>Bromus rigidus</i> . El tipo de suelo arenoso no permite la acumulación de aleloquímicos por lo que no se observan efectos inhibidores. La microbiota del suelo bajo la influencia del eucalipto descompone más rápido los aleloquímicos que la microbiota de suelos sin la influencia del árbol.	La falta de acción de herbívoros o granívoros no se documentó experimentalmente a diferencia de otros factores donde hubo experimentos de campo y/o laboratorio.
<i>E. baxteri</i> Del Moral et al., 1978	Observaciones y mediciones de campo, bioensayos en caja de petri.	Especies de chaparral costero <i>Casuarina pusilla</i> <i>Eucalyptus viminalis</i> <i>Triticum aestivum</i>	Distribución espacial de especies; germinación.	Se confirmó cuantitativamente que varias especies de chaparral no crecen bajo la copa de <i>E. baxteri</i> . No hubo diferencias significativas en luz o humedad bajo la copa de <i>E. baxteri</i> comparado con otras especies de chaparral. El contenido de nutrientes tampoco mostró diferencias. Los extractos o lixiviados de hojas u hojarasca inhibieron la germinación de las especies blanco.	Sólo se midió nitrógeno total en el suelo. Trabajo realizado en Australia.

Especie Referencia	Tipo de experimento	Especie blanco	Variable de respuesta	Efecto	Comentarios
Eucalipto híbrido (Posiblemente un híbrido de <i>E. tereticornis</i>) Tomar <i>et al.</i> , 1992	Experimentos de campo para evaluar los efectos de coberturas de hojarasca (ton/ha) en trigo y maíz. También se probaron coberturas de hojarasca de otras cuatro especies de árboles.	<i>Triticum aestivum</i> <i>Zea mays</i>	Nivel de humedad del suelo, nivel de nutrientes y pH en el suelo, rendimiento de grano.	El rendimiento en grano y paja de trigo y maíz mejoró o no fue diferente del testigo con la hojarasca de cualquiera de las cinco especies de árboles probadas. Las hojarascas aumentaron con el tiempo la retención de humedad y los nutrientes en el suelo; también bajaron el pH.	La hojarasca se aplicó en hileras después de la siembra. Las otras hojarascas provinieron de: <i>Broussonetia papyrifera</i> , <i>Leucaena leucocephala</i> , <i>Pueraria hirsuta</i> , <i>Shorea robusta</i>
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> <i>E. grandis</i> Sanginga & Swift, 1992	Bioensayos con extractos de hojas verdes y hojarasca molidas. Experimentos de invernadero con macetas con suelo de plantación de eucalipto adicionado con hojas verdes y hojarasca de <i>E. grandis</i> aplicadas únicamente el primer año. Mediciones de campo de nutrientes en sitios con y sin plantación de eucalipto.	<i>Zea mays</i>	Germinación, peso seco de los tallos de las plantas en macetas.	La germinación en cajas de petri severamente afectada por los extractos de las hojas u hojarasca de ambas especies. La germinación no se vio afectada en las macetas. En el primer año, el peso seco de los tallos fue menor que el testigo en tratamientos adicionados con eucaliptos. La reducción de peso fue mayor mientras más hojas u hojarasca se adicionaron. En el segundo año, el peso seco de los tallos se incrementó en las macetas que habían recibido hojas u hojarasca. Los suelos de plantación tuvieron más materia orgánica, $\text{NH}_4\text{-N}$, P y Ca que el suelo fuera de la plantación; éste último tuvo más altos niveles de pH, $\text{NO}_3\text{-N}$, Mg y K.	Los autores atribuyeron el bajo rendimiento del primer año a la inmovilización de nutrientes por microbios debido al bajo contenido de nitrógeno de las hojas comparado con su contenido de carbono.
<i>Eucalyptus delegatensis</i> Bowman & Kirkpatrick, 1986.	Experimentos de campo, con macetas y de laboratorio para probar la importancia relativa de la competencia y alelopatía. Para esta última se usaron extractos de hojas, lixiviados y sobreposición de hojarasca.	<i>Eucalyptus delegatensis</i>	Germinación y crecimiento de plántulas y brinzales.	Los extractos de hojas inhibieron germinación y crecimiento de radícula <i>in vitro</i> , pero los lixiviados no. El crecimiento de las plántulas en maceta con hojarasca se redujo entre 11 y 17% aunque en el campo no se observó este efecto inhibitorio.	Los autores sugieren que la alelopatía es de poca o nula importancia en el campo pues la competencia por agua mostró ser más importante que la de los nutrientes en la sobrevivencia y desempeño de las plántulas y brinzales. Trabajo realizado en Australia.
<i>E. regnans</i> Ashton & Willis, 1982	Experimentos de laboratorio, macetas en invernadero y de campo para tratar de explicar la falta de regeneración natural del Bosque de <i>E. regnans</i> . Para determinar si había alelopatía se usaron extractos y lixiviados foliares, lípidos cuticulares de las hojas acumulados en el suelo, raíces viejas y vivas de <i>E.</i>	<i>Eucalyptus regnans</i>	Germinación y crecimiento de plántulas.	Los extractos y lixiviados de hojas no fueron inhibitorios. Los lípidos foliares acumulados naturalmente en el suelo fueron muy inhibidores <i>in vitro</i> y posiblemente también en pruebas con macetas suelo. Las plántulas en contacto con raíces de plantas viejas tuvieron una altura 90% menor que aquellas donde no se permitió el contacto de raíces viejas. Las macetas se mantuvieron bien regadas y fertilizadas. Las macetas regadas con lixiviados de raíces viejas vivas fueron 50% menores que las re-	También se investigaron otros factores en la sobrevivencia de plántulas. La competencia por agua no resultó importante, pero los patógenos del suelo mostraron que potencialmente pueden causar muerte y bajo crecimiento en las plántulas. Los múltiples experimentos se diseñaron para explorar la importan-

Especie Referencia	Tipo de experimento	Especie blanco	Variable de respuesta	Efecto	Comentarios
	<i>regnans</i> , lixiviados de suelos con esas raíces activas.			gadas con lixiviados de suelo de bosque sin raíces; se controló fertilización. Las raíces muertas recién cortadas no produjeron inhibición. El suelo acumulado en la base de árboles grandes causó achaparramiento hasta por seis meses en los que liberó una solución rica en taninos. Después, las plántulas se desarrollaron normalmente.	cia de los diversos factores, aunque no para detectar interacciones entre ellos o para determinar cuál era el más importante. Trabajo realizado en Australia.
<i>E. tereticornis</i> Suresh & Rai, 1988 (R)	Colectas y observaciones de campo en el sotobosque de plantaciones uniespecíficas de <i>E. tereticornis</i> , <i>Casuarina equisetifolia</i> y <i>Leucaena leucocephala</i> y de lugares vecinos abiertos.	Diversas especies	Riqueza de especies, biomasa seca.	Se encontraron 28 especies en lugares abiertos, 5 especies en el sotobosque de <i>L. leucocephala</i> , 12 bajo <i>E. tereticornis</i> y 18 bajo <i>C. equisetifolia</i> . La biomasa del sotobosque se redujo bajo todas las especies de árboles comparada a la de lugares abiertos, pero la mayor reducción ocurrió bajo <i>E. tereticornis</i> y la menor bajo <i>C. equisetifolia</i> .	Los autores atribuyeron los efectos diferenciales entre los árboles a alelopatía pues ellos midieron humedad, nutrientes del suelo y luz en las plantaciones y encontraron que eran similares bajo los árboles de las tres especies.
<i>E. tereticornis</i> Singh & Kohli, 1992	Experimento de campo con cultivos sembrados a diferentes distancias de una línea de árboles en su lado sur. Extracción de aleloquímicos de los suelos (a varias distancias de los eucaliptos) que se usaron en bioensayos en cajas petri.	<i>Brassica oleracea</i> <i>Brassica campestris</i> <i>Cicer arietinum</i> <i>Lens esculentum</i> <i>Trifolium alexandrinum</i> <i>Triticum aestivum</i>	Rendimiento comercial en experimento de campo. Germinación en bioensayo con <i>Lens esculentum</i> .	Hubo reducción en rendimiento en todos los cultivos al menos hasta 7 m de distancia de los eucaliptos. El grado de reducción varió con la especie de cultivo. <i>Lens esculentum</i> fue el más afectado con reducción de rendimiento hasta 11 m de distancia de los eucaliptos. Los aleloquímicos estuvieron más concentrados cerca de los escualipos e inhibieron en bioensayo en esas concentraciones.	Los cultivos se regaron y fertilizaron de acuerdo con las prácticas agronómicas de la región de la India donde se hizo el experimento.

Literatura citada

- Alexander M.J. 1989. The long term effect of eucalyptus plantations on tin-mine spoil and its implication for reclamation. *Landscape and Urban Planning* 17:47-60.
- Allolli T.B, Nalawadi U.G. and Sullikeri G.S. 1988. Influence of different forest tree species on yield and yield attributes of Coorg mandarin (*Citrus reticulata* Blanco) budded on two rootstocks under agroforestry system. *Myforest* 24:233-240. (Resumen)
- Ashton D.H, Willis E.J. 1982. Antagonisms in the regeneration of *Eucalyptus regnans* in the mature forest. En: Newman E.I. Eds. *The Plant Community as a Working Mechanism*. British Ecological Society Special Publication, No. 1. Blackwell Scientific Publication, Oxford, 113-128.
- Bansal G.L., Nayyar H. and Bedi Y.S. 1992. Allelopathic effect of *Eucalyptus macrorhyncha* and *E. youmanii* on seedling growth of wheat (*Triticum aestivum*) and radish (*Raphanus sativus*). *Indian Journal of Agricultural Sciences* 62:771-772.
- Barton A.F.M., Tijandra J. and Nicholas P.G. 1989. Chemical evaluation of volatile oils in *Eucalyptus* species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 37:1253-1257.
- Basu P.K., Kapoor K.S., Nath S. and Banerjee S.K. 1987. Allelopathic influence: an assessment on the response of agricultural crops growing near *Eucalyptus tereticornis*. *Indian Journal of Forestry* 10:267-271. (Resumen).
- Bhaskar V., Arali A. and Shankaralingappa B.C. 1992. Alleviation of allelopathic effects of eucalyptus hybrid through litter burning. En: Tauro P. Narwal S.S. Eds. *First National Symposium. Allelopathy in agroecosystems*. Feb. 12-14. Hi-

- sar, India; Indian Society of Allelopathy, CCS Haryana Agricultural University, 118-119. (Resumen).
- Bowman D.M.J.S. and Kirkpatrick J.B. 1986. Establishment, suppression and growth of *Eucalyptus delegatensis* R.T. Baker in multiaged forests. III. Intraspecific allelopathy, competition between adult and juvenile for moisture and nutrients, and frost damage to seedlings. *Australian Journal of Botany* **34**:81-94.
- Bruna E.D. Fernandes B. Borges A.C. Almeida-Filho J. de, Barros N.F. de, De Almeida-Filho R. and De Barros N.F. 1989. Effects of *Eucalyptus* litter extracts on microbial growth. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* **24**:1523-1528. (Resumen).
- Dalal M.R., Dahiya D.S., Sarmah M.K., and Narwal S.S. 1992. Suppression effects of arid-zone trees on plant stand and growth of crops. En: Tauro P, Narwal SS, eds. *First National Symposium. Allelopathy in agroecosystems*. Feb. 12-14. Hisar, India; Indian Society of Allelopathy, CCS Haryana Agricultural University, 132-135. (Resumen).
- Del Moral R. and Müller C.H. 1969. Fog drip: a mechanism of toxic transport from *Eucalyptus globulus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **96**:467-475.
- Del Moral R. and Müller C.H. 1970. The allelopathic effects of *Eucalyptus camaldulensis*. *American Midland Naturalist* **83**:254-282.
- Del Moral R., Willis R.J. and Ashton D.H. 1978. (Allelopathic) Suppression of coastal heath vegetation by *Eucalyptus baxteri* (in Victoria). *Australian Journal of Botany* **26**:203-219.
- Domínguez M.T., Esparcia E.G. and Peñalva F. 1988. Effect on seed germination of the water soluble extract of leaves of introduced (*Eucalyptus globulus*) and native Mediterranean species (*Quercus suber*, *Q. ilex*, *Pinus pinea*, *Cistus ladanifer* and *Halimium halimifolium*). *Anales de Edafología y Agrobiología* **47**:948-953. (Resumen).
- Gehrke P.C. Revell M.B. and Philbey A.W. 1993. Effects of river red gum, *Eucalyptus camaldulensis*, litter on golden perch, *Macquaria ambigua*. *Journal of Fish Biology* **43**:265-279.
- Gosh S.P., Nair G.M., Pillai N.G., Ramanujam T, Mohankumar B. and Lakshmi K.R. 1987. Growth, productivity and nutrient uptake by cassava in association with four perennial species. *Tropical Agriculture* **64**:233-236.
- Gosh S.P., Kumar B.M., Kabeerathumma S. and Nair G.M. 1989. Productivity, soil fertility and soil erosion under cassava based agroforestry systems. *Agroforestry Systems* **8**:67-82.
- Harper J.L. 1977. *The Population biology of plants*. Academic Press, London. pp. 369-381.
- Herns D.A. and Mattson W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* **67**:283-335.
- Hillis W.E. 1966. Polyphenols in the leaves of *Eucalyptus* L'Herit: a chemotaxonomic survey. I. Introduction and study of the series Globulares. *Phytochemistry* **5**:1075-1090.
- Hillis W.E. 1967. Polyphenols in the leaves of *Eucalyptus* L'Herit: a chemotaxonomic survey. II. The sections Renantheroidae and Rhenantherae. *Phytochemistry* **6**:259-274.
- Igboanugo A.B.I. 1988a. Morphology and yield of chili (*Capicum annum*) in relation to distance from lemon-scented eucalyptus (*Eucalyptus citridora*) stands. *Indian Journal of Agricultural Sciences* **58**:317-319.
- Igboanugo A.B.I. 1988b. Effects of some eucalypts on yields of *Vigna unguiculata* L. Walp., *Zea mays* L. and *Sorghum bicolor* L. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **24**:453-458.
- Jonsson K., Fidjeland L., Maghembe J.A. and Högborg P. 1988. The vertical distribution of fine roots of five tree species and maize in Mogoro, Tanzania. *Agroforestry Systems* **6**:63-69.
- Joshi P.C., Om-Prakash, Prakash O. 1992. Allelopathic effects of litter extract of some tree species on germination and seedling growth of agricultural crops. En: Tauro P. and Narwal S.S., Eds. *First National Symposium. Allelopathy in agroecosystems*. Feb. 12-14. Hisar, India; Indian Society of Allelopathy, CCS Haryana Agricultural University, 127-128. (Resumen).
- Kamal Sharma, Sharma I.M. and Sharma N.K. 1995. Preliminary studies on the effect of wind breaks on growth and yield of mango (*Mangifera indica* L. cv.) *Indian Forester* **121**:122-125. (Resumen)
- Kohli R.K., Singh D. and Verma R.C. 1990. Influence of eucalypt shelterbelt on winter season agroecosystems. *Agriculture Ecosystems and Environment* **33**:23-31.
- Kohli R.K. and Singh, D. 1991. Allelopathic impact of volatile from *Eucalyptus* on crop plants. *Biologia Plantarum (Prague)* **33**:475-483.
- Kokumai M., Konoshima T. and Kozuka M. 1991. Euglobal T1, a new euglobal from *Eucalyptus tereticornis*. *Journal of Natural Products* **54**:1082-1086.
- Konar J. and Kushari D.P. 1989. Effect of leaf leachate of four species on sprouting behavior of rhizomes, seedling growth and diosgenin content of *Costus speciosus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **116**:339-343.
- Konar J. and Kushari D.P. 1995. Effect of *Eucalyptus globulus* leachates on the growth and diosgenin content of *Costus speciosus*. *Allelopathy Journal* **2**:215-218.
- Lima W.P. 1987. *Impacto ambiental del Eucalipto*. Desarrollo Forestal Ed., Tabasco, México.
- Lisanework N, Michelsen A. 1993. Allelopathy in agroforestry systems: The effects of leaf extracts of *Cupressus lusitanica* and three *Eucalyptus* ssp. on four Ethiopian crops. *Agroforestry Systems* **21**:63-74.
- Martínez-Gómez M.E., Guerra-Hernández E. and Montilla-Gómez J.Y. 1993. Physicochemical analysis of Spanish commercial *Eucalyptus* honeys. *Journal of Apiculture Research* **32**:121-126.
- May F.E. and Ash J.E. 1990. An assessment of the allelopathic potential of *Eucalyptus*. *Australian Journal of Botany* **38**:245-254.

- Molina R., Reigosa M.J. and Carballeira R. 1991. Release of allelochemical agents from litter, throughfall, and topsoil in plantations of *Eucalyptus globulus* Labill in Spain. *Journal of Chemical Ecology* **17**:147-160.
- Nandal D.P.S., Bisla S.S. and Narwal S.S. 1992. Allelopathic influence of eucalyptus and polar aqueous leaf extracts on the germination and seedling growth of winter vegetables. En: Tauro P. and Narwal S.S, Eds. *First National Symposium. Allelopathy in agroecosystems*. Feb. 12-14. Hisar, India; Indian Society of Allelopathy, CCS Haryana Agricultural University, 98-100. (Resumen).
- Nishimura H., Nakamura T. and Mizutani J. 1984. Allelopathic effects of p-menthane-3-8-diols in *Eucalyptus citriodora*. *Phytochemistry* **23**:2777-2779.
- Okamura H., Mimura A., Yakou Y., Niwano M. and Takahara Y. 1993. Antioxidant activity of tanins and flavonoids in *Eucalyptus rostrata*. *Phytochemistry* **33**:557-561.
- Onyewotu L.O.Z. and Stigter C.J. 1995. *Eucalyptus*- its reputation and its roots: millet and a *Eucalyptus* shelterbelt in northern Nigeria. *Agroforestry Today* **7**:6-8.
- Onyewotu L.O.Z., Ogigirigiri M.A. and Stigter C.J. 1994. A study of competitive effects between a *Eucalyptus camaldulensis* shelterbelt and an adjacent millet (*Pennisetum typhoides*) crop. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **51**:281-286.
- Paulino V.T., Sánchez M.J.F. and Werner J.C. Goncalvez MAZ. 1987. Allelopathic effect of *Eucalyptus* on forage growth. *Revista de Agricultura Piracicaba* **62**:17-35.
- Poore M.D. and Fries C. 1955. *The Ecological effects of eucalyptus*. FAO Forestry Paper 59.
- Pryor L.D. 1976. *The Biology of Eucalyptus*. Edward Arnold Ltd. London.
- Rai R.S.V. and Suresh K.K. 1988. Agrosilvicultural studies -optimum species combination. *International Tree Crops Journal* **5**:1-8.
- Rajashekhara E., Sreenivasa M.N. and Bhat R.S. 1989. Effect of cropping system on vesicular-arbuscular mycorrhizal development in redgram and sunflower. *Karnataka Journal of Agricultural Sciences* **2**:231-233.
- Rice E.L. 1984. *Allelopathy*. 2nd. Ed, Academic Press, Orlando, Florida.
- Sanginga N. and Swift M.J. 1992. Nutritional effects of *Eucalyptus* litter on the growth of maize (*Zea mays*). *Agriculture Ecosystems and Environment* **41**:55-65.
- Sanker K.B. and Rai R.S.V. 1993. Allelopathic effects of a few tropical hardwoods on olericultural crops. *Indian Journal of Forestry* **16**:246-249. (Resumen).
- Sharma K., Dhillon M.S. and Dhingra K.K. 1987. Presence of germination inhibitors in the leaf leachates of some farm grown trees. *Indian Forester* **113** 816-820. (Resumen)
- Shivanna L.R. and Prasanna K.T. 1992. Allelopathic effects of *Eucalyptus*: an assessment on the response of agricultural crops. *Myforest* **28**:131-137. (Resumen).
- Shrivastava M.B. and Lal C.B. 1989. Biomass plantation and farm forestry: choice of *Eucalyptus* species: environmentalists versus foresters. *Indian Journal of Forestry* **12**:247-254.
- Sidhu D.S. and Hans A.S. 1988. Preliminary studies on the effect of *Eucalyptus* leaf-litter on accumulation of biomass in wheat. *Journal of Tropical Forestry* **4**:328-333.
- Singh D., Kohli R.K. and Saxena D.B. 1991. Effect of *eucalyptus* oil on germination and growth of *Phaseolus aureus* Roxb. *Plant and Soil* **137**: 223-228.
- Singh D. and Kohli R.K. 1992. Impact of *Eucalyptus tereticornis* Sm. shelterbelts on crops. *Agroforestry Systems* **20**:253-266.
- Souto X.C., González L. and Reigosa M.J. 1994. Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia. *Journal of Chemical Ecology* **20**:3005-3015.
- Souto X.C., González L. and Reigosa M.J. 1995. Allelopathy in forest environment in Galicia, NW Spain. *Allelopathy Journal* **2**:67-78.
- Suresh K.K. and Rai R.S.V. 1987. Studies on the allelopathic effects of some agroforestry tree crops. *International Tree Crops Journal* **4**:109-115. (Resumen).
- Suresh K.K. and Rai R.S.V. 1988. Allelopathic exclusion of understory by a few multipurpose trees. *International Tree Crops Journal* **5**:3, 143-151. (Resumen).
- Toky O.P. and Singh V. 1993. Litter dynamics in short-rotation high density tree plantations in an arid region of India. *Agriculture Ecosystems and Environment* **45**:129-145.
- Tomar V.P.S., Narain P. and Dadhwal K.S. 1992. Effect of perennial mulches on moisture conservation and soil-building properties through agroforestry. *Agroforestry Systems* **19**:241-252.
- Whitehead D.C., Dibb H., and Hartley R.D. 1983. Bound phenolic compounds in water extracts of soils, plant roots and leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry* **15**:133-136.
- Wilt F.M., Miller G.C. and Everett R.L. 1993. Measurement of monoterpene hydrocarbon levels in vapor phase surrounding single leaf pinyon (*Pinus monophylla* Torr. and Frem.: Pinaceae) understory litter. *Journal of Chemical Ecology* **19**:1417-1428.