



**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN**  
**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**  
INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA VEGETAL

**EFFECTOS MORFOFISIOLÓGICOS DE ALELOQUÍMICOS LIBERADOS POR**  
*Teline monspessulana* Y *Ulex europaeus* **SOBRE LA PLANTA NATIVA** *Quillaja*  
*saponaria*

Memoria de Título presentado a la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de  
Concepción para optar al título profesional de  
Ingeniero en Biotecnología Vegetal

POR: Camilo Jesús Figueroa Sepúlveda

Profesores Guías: Dr. Narciso Aguilera Marín  
Dra. Lúbia M. Guedes García

Concepción, Chile 2023

© 2023

Camilo Jesús Figueroa Sepúlveda

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento

EFFECTOS MORFOFISIOLÓGICOS DE ALELOQUÍMICOS LIBERADOS POR  
*Teline monspessulana* Y *Ulex europaeus* SOBRE LA PLANTA NATIVA *Quillaja*  
*saponaria*

Profesor Guía



---

**Narciso Aguilera Marín**  
Profesor Asociado  
Ingeniero Agrónomo, Dr.

Profesor Guía



---

**Lubia Guedes**  
Colaboradora Académica  
Bióloga, Dra.

Calificación de la Memoria de Título

Dr. Narciso Aguilera M.: 7,0

Dra. Lubia M. Guedes G.: 7,0

## **DEDICATORIA**

Le dedico el resultado de este trabajo a toda mi familia. Principalmente, a mi padre que me apoyó y contuvo en los momentos malos y en los menos malos. Gracias por enseñarme a afrontar las dificultades sin perder nunca la cabeza ni morir en el intento.

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer a mi padre por apoyarme y entregarme todo lo necesario para poder estudiar de la mejor manera.

A mi madre y su esposo por estar siempre pendiente a pesar de que no entendieran nada y también por darme alojamiento un par de años.

A la “Tri” por estar siempre presente y levantarme cuando lo necesité.

A la familia Campos que me acompañó gran parte del proceso y aportó bastante en el transcurso de los años.

A mi abuela por su beca infaltable todos los meses

Al profesor Narciso y la profesora Lubia quienes creyeron y confiaron en mis capacidades desde el segundo año de la carrera.

Al profesor Elvis por darme los conocimientos necesarios para poder usar el programa R-studio

A mis compañeros de laboratorio que me ayudaron a realizar algunos procedimientos

Y al proyecto Fondecyt Iniciación 11200360 que garantizó el financiamiento de la investigación

## TABLA DE CONTENIDO

ÍNDICE DE TABLAS .....	viii
ÍNDICE DE ILUSTRACIONES.....	ix
RESUMEN.....	x
ABSTRACT .....	xi
I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Efectos de los aleloquímicos en las plantas vecinas .....	2
1.2 Principales grupos de alomonas fitotóxicas.....	3
1.3 Principales fabáceas invasoras en Chile .....	4
1.4 Problema de investigación.....	4
II. METODOLOGÍA.....	7
2.1 Sitios de muestreo y material vegetal.....	7
2.2 Germinadores .....	7
2.3 Establecimiento de bioensayos .....	8
2.4 Estudio morfométrico.....	9
2.5 Recolección del material vegetal para la cuantificación de carbohidratos .....	9
2.5.1 Cuantificación de carbohidratos .....	9
2.6 Cuantificación de pigmentos fotosintéticos .....	10
2.7 Diseño experimental y análisis estadísticos .....	10
III.RESULTADOS.....	12
3.1 Influencia del sustrato y extractos de fabáceas invasoras en variables morfométricas y contenido de carbohidratos .....	12

3.1.1 Caso <i>T. monspessulana</i> .....	12
3.1.2 Caso <i>U. europaeus</i> .....	13
3.2 Comportamiento de pigmentos fotosintéticos.....	15
IV. DISCUSIÓN .....	19
V. CONCLUSIONES .....	24
VI. BIBLIOGRAFÍA .....	25

**ÍNDICE DE TABLAS**

Tabla 1. Resultados de ANOVA de dos vías para variables morfológicas y fisiológicas en tratamiento con <i>T. monspessulana</i> .....	13
Tabla 2. Resultados de ANOVA de dos vías para variables morfológicas y fisiológicas en tratamiento con <i>U. europaeus</i> .....	15



**ÍNDICE DE ILUSTRACIONES**

Figura 1. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos en suelo nativo.....	16
Figura 2. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos en suelo invado de <i>T. monspessulana</i> .....	17
Figura 3. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos en suelo invadido de <i>U. europaeus</i> .....	18

## RESUMEN

El éxito de las plantas invasoras se debe a la acción de múltiples factores que actúan simultáneamente. Una hipótesis que explica el éxito de las invasoras es la “hipótesis de las armas novedosas” basado en que estas sintetizan productos químicos altamente bioactivos llamados aleloquímicos. Dichos aleloquímicos al ser liberados por las plantas invasoras causan efectos negativos o beneficiosos en las plantas nativas, al interactuar directamente con ellas y también puede alterar la biota del sustrato. En consecuencia, las plantas nativas pueden ser afectadas de manera notable. Particularmente las fabáceas invasoras constituyen una amenaza para los árboles nativos. Además de los daños que estas provocan con los aleloquímicos, también son mejores competidoras que las especies nativas. El presente trabajo se enfocó en los efectos alelopáticos que producen las fabáceas invasoras *Teline monspessulana* y *Ulex europaeus* sobre la nativa *Quillaja saponaria*. Para esto se establecieron experimentos en suelo nativo y suelo invadido, se regó con agua y extractos acuosos de las fabáceas invasoras. Al final del experimento se evaluó la longitud de la planta, longitud de las raíces, y el contenido de masa seca. Además, se determinó el contenido de azúcares mediante una reacción de fenol- ácido sulfúrico, y el contenido de clorofila a y b mediante una extracción con acetona. Los resultados indicaron que la exposición a los aleloquímicos presentes en los extractos y en el suelo invadido alteraron de forma negativa las variables morfológicas y fisiológicas antes mencionadas. Se reveló que el estrés aleloquímico incrementó el contenido de azúcares y almidón en *Q. saponaria*. Este es el primer estudio que ofrece bases científicas, desde una perspectiva semioquímica, que esclarece el nivel de daño y riesgo a que se somete *Q. saponaria* cuando es alcanzada por el frente de colonización de *T. monspessulana* y de *U. europaeus*.

Palabras claves: alelopatía, estrés químico, Quillajaceae

## ABSTRACT

The success of invasive plants is due to the action of multiple factors acting simultaneously. One hypothesis that explains the success of the invaders is the "novel weapons hypothesis" based on the fact that they synthesize highly bioactive chemicals called allelochemicals. These allelochemicals, when released by invasive plants, cause negative or beneficial effects on native plants, by directly interacting with them and can also alter the biota of the substrate. Consequently, native plants can be significantly affected. Particularly the invasive fabaceas constitute a threat for the native trees. In addition to the damage, they cause with allelochemicals, they are also better competitors than native species. The present work focused on the allelopathic effects produced by the invasive Fabaceae *Teline monspessulana* and *Ulex europaeus* on the native *Quillaja saponaria*. For this, experiments were established in native soil and invaded soil, irrigated with water and aqueous extracts of the invasive Fabaceae. At the end of the experiment, plant length, root length, and dry mass content were evaluated. In addition, the sugar content was determined by a phenol-chloroform reaction, and the chlorophyll a and b content by an acetone extraction. The results indicated that the exposure to the allelochemicals present in the extracts and in the invaded soil negatively altered the aforementioned morphological and physiological variables. It was revealed that allelochemical stress increased the sugar and starch content in *Q. saponaria*. This is the first study that offers scientific bases, from a semiochemical perspective, that clarifies the level of damage and risk to which *Q. saponaria* is subjected when it is reached by the colonization front of *T. monspessulana* and *U. europaeus*.

Key words: allelopathy, chemical stress, Quillajaceae

## I. INTRODUCCIÓN

Dentro de la amplia distribución de plantas en el mundo, existen especies que han sobrevivido a intensos cambios ambientales logrando adaptarse, sobrevivir y procrear. De manera natural, las especies normalmente se adaptan a los factores edafoclimáticos y bióticos de su entorno (Jarma *et al.* 2012). Sin embargo, varias de ellas pueden escapar natural o accidentalmente de su ambiente natural y establecerse en nuevos ambientes, adaptándose a esas nuevas condiciones ambientales. Estas especies son consideradas especies exóticas. Si la especie exótica se multiplica aceleradamente sin necesidad de intervención humana, causa daño económico, ambiental o a otros seres cohabitantes, entonces es considerada una especie invasora (Quiroz *et al.* 2009).

El éxito de las plantas exóticas invasoras se debe a la acción de múltiples factores que actúan simultáneamente (Lamarque *et al.* 2011). Existen diferentes hipótesis que explican el éxito de las plantas introducidas (Hierro *et al.* 2005), como la hipótesis del incremento de la capacidad competitiva (Blossey y Notzold 1995), la teoría de la facilitación (Bruno *et al.* 2003) y la hipótesis de las armas novedosas o alelopatía (Wang *et al.* 2009, Lamarque *et al.* 2011), entre otras.

El fenómeno de la alelopatía se describe desde la antigüedad. Por ejemplo, Plinio registró que los nogales eran tóxicos para otras plantas y que la cebada y el garbanzo arruinaron la tierra cultivable para maíz (Fitter 2003). Sin embargo, no fue hasta 1937 que se definió el concepto de alelopatía por Molish como: “la interacción bioquímica de todos los tipos de plantas, incluyéndose microbios” y tomándose en consideración tanto las estimulaciones como las inhibiciones (Molish 1937, citado por Rice 1984). La hipótesis de las armas novedosas (*novel weapons hypothesis*, NWH) plantea que el éxito de las plantas invasoras se basa en que estas sintetizan productos químicos altamente bioactivos llamados aleloquímicos, los que al ser liberados al medioambiente interactúan con las plantas nativas y producen efectos negativos o beneficiosos en las mismas. Los

aleloquímicos, también pueden alterar la biota del sustrato (Rice 1984, Callaway y Ridenour 2004, Lambers *et al.* 2008). Los aleloquímicos pueden estar presentes en las hojas, cortezas, flores, frutas, raíces y exudados de raíces (Blanco 2006, Weir *et al.* 2006). Estos pueden ser liberados al ambiente mediante la lixiviación de las hojas y otras partes aéreas de las plantas, mediante la emisión de compuestos volátiles, por exudación radicular, y por descomposición de partes de la planta depositadas en el sustrato (Putnam 1983, Weir *et al.* 2006).

Los aleloquímicos pueden clasificarse en tres grupos, sinomonas que son compuestos que benefician tanto al receptor como al emisor, kairomonas que son compuestos que benefician al receptor, pero perjudican al emisor y las alomonas que perjudican al receptor, pero benefician al emisor (Eisner *et al.* 1995).

### 1.1 Efectos de los aleloquímicos en las plantas vecinas

Los aleloquímicos pueden alterar el metabolismo normal de las plantas vecinas mediante la inhibición del crecimiento, alteración de la fotosíntesis y respiración, lo que provoca muerte celular e inhibición de la germinación de semillas, entre otros (Weir *et al.* 2006). La inhibición de la fotosíntesis, específicamente en el fotosistema II, es uno de los mecanismos fitotóxicos mejor estudiados, como producto de la actividad aleloquímica en las plantas receptoras (Weir *et al.* 2006). La principal función del fotosistema II es utilizar la energía solar para hidrolizar el agua. Se ha demostrado que un componente lipofílico de la benzoquinona llamado sorgoleona, procedente del exudado de la raíz de *Sorghum bicolor* L. es un inhibidor del fotosistema II. El mismo inhibe la cadena de electrones del cloroplasto y actúa de forma similar a algunos herbicidas de triazina, como la atrazina (Weir *et al.* 2006).

La fitotoxicidad de algunos aleloquímicos se atribuye a su capacidad de interrumpir los procesos metabólicos de las plantas como la regulación de las concentraciones de

hormonas (Weir *et al.* 2006). Por ejemplo, las auxinas desempeñan un papel fundamental en el crecimiento del sistema radicular, pues estimulan fundamentalmente la división celular (Overvoorde *et al.* 2010). Varios estudios han demostrado que aleloquímicos, como el ácido benzoico, son capaces de acumular auxinas en las raíces y alteran la homeostasis (Wei *et al.* 2018). De esta manera, las raíces no crecen o crecen muchas raíces laterales en detrimento del crecimiento de la planta (Wei *et al.* 2018). Se ha demostrado que los aleloquímicos no funcionan de manera independiente, sino que ejercen su efecto inhibitorio de forma sinérgica y no de forma aislada (Courtois y Olofsdotter 1998). Algunas especies sensibles a fitotóxicos de especies invasoras son: *Quillaja saponaria* Mol. (Aguilera *et al.* 2015a), *Lactuca sativa* L. (Macías *et al.* 2000, Loffredo *et al.* 2005, Fritz *et al.* 2007, Aguilera *et al.* 2015b), *Solanum lycopersicum* L. Sp. Pl., *Allium cepa* L. (Macías *et al.* 2000, Loffredo *et al.* 2005), *Daucus carota* L. (Abenavoli *et al.* 2003, Loffredo *et al.* 2005), *Raphanus sativus* L., Sp. Pl., *Tortula muralis* Hedw (Basile *et al.* 2003), *Lepidium virginicum* L. y *Lolium perenne* L. (Melkania *et al.* 1982).

## 1.2 Principales grupos de alomonas fitotóxicas

Dentro de todos los aleloquímicos sintetizados, uno de los más importantes son los compuestos fenólicos, debido a que están presentes en todos los órganos de las plantas y han sido objeto de estudio de varias disciplinas en el último tiempo (Al Harun *et al.* 2015). Investigaciones realizadas por Batish *et al.* (2007), demostraron que los aleloquímicos fenólicos liberados por *Chenopodium murale* afectaron el crecimiento y contenido de macromoléculas en el guisante y el garbanzo, donde hubo pérdidas de 53% de proteínas y 44% de carbohidratos (Batish *et al.* 2007).

Otro grupo de aleloquímicos importantes son los alcaloides, en específico los alcaloides quinolizidínicos. Se ha demostrado que los mismos presentan gran bioactividad y se han utilizado en la industria farmacéutica como anticancerígenos, antiarrítmicas, antivirales, entre otras (Wang *et al.* 2020). Además, inducen actividades citotóxicas como lo

demuestran los estudios de Lei *et al.* (2021). Dichos autores seleccionaron una serie de alcaloides presentes en *Sophora alopecuroides* L. y lo aplicaron a plántulas de *Amaranthus retroflexus* L. en forma de extracto acuoso, observándose inhibición en el crecimiento de la raíz (Lei *et al.* 2021).

### 1.3 Principales fabáceas invasoras en Chile

La familia Fabaceae es de distribución cosmopolita por lo que no es selectiva en base al hábitat donde se establece (Simpson 2006). Es una de las familias más grandes dentro del grupo de las plantas con flores, se encuentran distribuidas en tres subfamilias: Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae, las que comprenden 643 géneros (Simpson 2006). Esta familia contiene varias especies que se ha comprobado que pueden ser altamente invasoras y producir impactos significativos a nivel ecológico (Quiroz *et al.* 2009). Dentro de los impactos ecológicos se ha descrito la interrupción de cursos de agua, modificación de las condiciones que favorecen los incendios y competencia con la vegetación nativa (Quiroz *et al.* 2009). En Chile habitan varias fabáceas invasoras; por ejemplo, *Acacia dealbata* Link, *Acacia melanoxylon* R. Br., *Cytisus striatus* Rothm, *Teline monspessulana* (L.) K. Koch, *Ulex europaeus* L., *Lotus corniculatus* L. y *Vicia villosa* Roth (especie herbácea) (Quiroz *et al.* 2009, Bustamante *et al.* 2022).

### 1.4 Problema de investigación

En Chile las especies invasoras se encuentran en más de la mitad de los ecosistemas templados de la zona centro sur del país (Fuentes *et al.* 2013) clasificados como *hotspot* mundial de biodiversidad (Myers *et al.* 2000), debido a su alto grado de endemismo (Arroyo *et al.* 2008). Esta amplia zona es considerada por el proyecto global 200 de WWF (*World wildlife found*) como una de las regiones de mayor amenaza de la biodiversidad (Dinerstein *et al.* 1995). En este contexto, las dos fabáceas invasoras *U. europaeus* y *T.*

*monspessulana* se convierten en foco de interés, debido a los impactos negativos que ambas provocan en Chile y en otras partes del mundo (Quiroz *et al.* 2009).

*Ulex europaeus* y *T. monspessulana* se distribuyen desde la quinta hasta la décima región de Chile (Matthei 1995). Ambas fabáceas son altamente competitivas, capaces de desplazar la vegetación nativa de donde se establecen y liberan gran cantidad de aleloquímicos que inhiben la germinación de semillas de plantas nativas. Estas especies han sido introducidas en muchos países, convirtiéndose en invasoras agresivas por sus ventajas y éxito competitivo (García *et al.* 2012, Scott 2005).

Las especies *U. europaeus* y *T. monspessulana*, así como el resto de las fabáceas, tienen la capacidad de fijar el nitrógeno de la atmósfera mediante asociaciones simbióticas con bacterias nitrificantes que colonizan las raíces (García *et al.* 2012). Esto les permite competir con éxito en ambientes pobres en nutrientes y degradados. También tienden a extraer grandes cantidades de nutrientes por la gran biomasa que generan. Al mismo tiempo, provocan modificaciones en el sustrato y presiona a las especies nativas a desplazarse (Scott 2005).

La especie *Q. saponaria* es un árbol endémico de Chile, perteneciente a la familia Quillajaceae. Es una de las especies de árboles más abundantes de la zona centro sur de Chile (García *et al.* 2008), solapándose con la distribución de *T. monspessulana* y *U. europaeus*, lo que implica competir por espacio y recursos. Las poblaciones nativas de *Q. saponaria* se explotan intensivamente por su contenido de saponina, un compuesto químico particular de la especie (García *et al.* 2008). La cosecha de estos árboles a menudo genera nichos vacíos y facilita el posicionamiento de propágulos procedentes de especies invasoras, que se establece como vegetación pionera y entra en interacción con los remanentes de árboles nativos (Davis *et al.* 2000). Por esta razón, es necesario dilucidar como las fabáceas invasoras afectan a *Q. saponaria* en sus primeras etapas fenológicas.



### **Pregunta de investigación**

¿Qué efectos morfofisiológicos inducen los aleloquímicos liberados por las invasoras *T. monspessulana* y *U. europaeus* en el crecimiento inicial de la especie nativa *Q. saponaria*?

### **Hipótesis**

El estrés aleloquímico provocado por compuestos químicos liberados por las fabáceas invasoras *T. monspessulana* y *U. europaeus* alteran parámetros morfológicos y fisiológicos de plántulas de *Q. saponaria* lo que compromete su crecimiento inicial.

### **Objetivo general**

Determinar el efecto de aleloquímicos liberados por las fabáceas invasoras *T. monspessulana* y *U. europaeus* en el comportamiento de variables morfofisiológicas de plántulas de *Q. saponaria* durante el crecimiento inicial.

### **Objetivo específico**

1. Evaluar la influencia del estrés aleloquímico sobre variables morfológicas de plántulas de *Q. saponaria* en su primera etapa de crecimiento.
2. Determinar el efecto del estrés aleloquímico provocado por las fabáceas invasoras en la síntesis de carbohidratos y pigmentos fotosintéticos de plántulas de *Q. saponaria*.

## II. METODOLOGÍA

### 2.1 Sitios de muestreo y material vegetal

Las muestras de *T. monspessulana* se recolectaron en el cerro ubicado en el campus principal de la Universidad de Concepción (UdeC) (36°50'09.4"S 73°01'49.9"W). Las muestras de *U. europaeus* se recolectaron en Lenga (36°46'025.0"S 73°09'43.9"W); ambos sitios localizados en la Región del Biobío. En casi todos los casos dominan las fabáceas invasoras mencionadas y *A. dealbata*, distribuidas en grandes parches de monocultivo, ocasionalmente alternando espacios entre una y otra especie. En Lenga también hay abundancia de *Rubus ulmifolius* Schott, que presiona a *U. europaeus* al trepar y colonizar parte de su follaje. En el Campus UdeC, hay presencia de la especie, *Q. saponaria* que aparece de manera aislada y relativamente cercana a las fabáceas invasoras.

De ambas fabáceas se recolectaron ramas con hojas y filocladios en el caso de *U. europaeus*; así como flores, vainas, semillas y sustrato de la rizosfera. Las semillas de *Q. saponaria* se recolectaron fundamentalmente de ejemplares ubicados en el Campus UdeC y en Quillón (36°50'58.81" S, 72°32'4.91" W). Los materiales vegetales se envolvieron en papel Kraft y se colocaron al interior de bolsas plásticas para ser trasladados al Laboratorio de Semioquímica Aplicada (LSqA) (<http://lsqa.udec.cl/>) donde se procesaron y/o conservaron hasta ser utilizados en los ensayos correspondientes.

### 2.2 Germinadores

Debido a la leve latencia de las semillas de *Q. saponaria* y a la irregularidad de la germinación se establecieron germinadores. Estos consistieron en cajas de plástico transparente (32x18,5x10 cm) con una tapa igualmente transparente. En el fondo se colocó una hoja de papel de filtro Whatman 1 y se añadieron 25 ml de agua destilada con PPM (*Plan Preservative Mixture*) (2 ml l<sup>-1</sup>) para evitar la proliferación de microorganismos,

debido a que el PPM es un biocida de amplio espectro. Las cajas se colocaron en una cámara de crecimiento con baja iluminación y en condiciones ambientales de  $20\pm 2^{\circ}\text{C}$  y humedad relativa de 65%. Cuando comenzó la germinación, las cajas se expusieron a una intensidad de iluminación de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Las plántulas se trasplantaron al sustrato cuando alcanzaron de 1,0 a 1,5 cm de longitud y las hojas cotiledonales estaban completamente extendidas.

### 2.3 Establecimiento de bioensayos

Los individuos de *Q. saponaria* se plantaron en bandejas de plástico (n = 1 bandeja por tratamiento) de 50 alveolos de 50x46x30 mm (0,073 l/alveolo). Cada alveolo se rellenoó con sustrato de dos procedencias distintas. Un sustrato se recolectó en el sitio donde se ubica la especie nativa, en Quillón (en lo adelante “sustrato nativo”) y el otro sustrato en uno de los sitios donde se encuentran las especies invasoras, en el Campus UdeC y Lenga (en lo adelante “sustrato invadido”). Para cada especie invasora se establecieron los siguientes tratamientos: (i) sustrato nativo + agua, (ii) sustrato nativo + extracto acuoso de *T. monspessulana* o *U. europaeus*, (iii) sustrato invadido + agua, (iv) sustrato invadido + extracto acuoso de *T. monspessulana* o *U. europaeus*, para un total de 7 tratamientos. En cada alveolo se estableció una planta previamente obtenida en los germinadores asegurándose una planta por alveolo; cada tratamiento estuvo conformado una bandeja; es decir, por 50 alveolos. Las bandejas se cubrieron con una tapa transparente y se trasladaron a la cámara de crecimiento en las condiciones descritas anteriormente. A todos los tratamientos se les aplicó un riego de humedecimiento solamente con agua durante un mes y 15 días. Posteriormente, se iniciaron riegos cada 3 a 4 días con agua o extracto acuoso de la planta invasora, según el tratamiento. Los experimentos se revisaron diariamente para verificar el estado de humedad y eliminar los brotes de arvenses.

## 2.4 Estudio morfométrico

Al final del experimento, a los 90 días, se evaluó la longitud de la planta y de la raíz principal (cm) de toda la población por tratamiento. La parte aérea y las raíces (n = 10) de las plántulas de *Q. saponaria* sometidas a cada tratamiento se masaron, se colocaron en papel de aluminio y se sometieron a 50°C en estufa (Venticel 111 Eco, Alemania), hasta que se comprobó que se mantenía masa constante.

## 2.5 Recolección del material vegetal para la cuantificación de carbohidratos

Se recolectaron hojas de plántulas sometidas a los diferentes tratamientos (n = 7 por tratamiento), se congelaron en nitrógeno líquido y se conservaron a -20°C. Las hojas se utilizaron para cuantificar el contenido de azúcares solubles totales (AST) y de almidón. Previo a la determinación, las hojas de *Q. saponaria* se molieron en un mortero con nitrógeno líquido.

### 2.5.1 Cuantificación de carbohidratos

Las muestras de hojas molidas de cada tratamiento (n = 7 hojas por cada tratamiento) (15 mg) se utilizaron para determinar los AST y almidón, según el método descrito por (Marquis et al. 1997, Vanderklein y Reich 1999, Poorter y Kitajima 2007). Los AST se extrajeron con una mezcla de metanol, cloroformo y agua (12:5:3 v/v/v) y se separaron de los pigmentos no polares y lípidos según Dickinson (1979). La determinación se realizó mediante una reacción colorimétrica con fenol 2% y ácido sulfúrico, midiéndose la absorbancia a 490 nm (Chow y Landhäusser 2004). Para los cálculos de concentraciones se utilizó una curva patrón de sacarosa 1 mg ml<sup>-1</sup>. La concentración final de AST se expresó como mg ml<sup>-1</sup> de peso fresco.

El pellet resultante de la extracción de los AST se dejó en incubación toda la noche a 45°C con la enzima amiloglucosidasa para hidrolizar el almidón a glucosa. Al día siguiente, se recolectó el sobrenadante y se sometió a una reacción de fenol-ácido sulfúrico (Marquis *et al.* 1997). La absorbancia se midió a 490 nm (Chow y Landhäusser 2004). Para los cálculos de concentraciones se utilizó una curva patrón de sacarosa (1 mg ml<sup>-1</sup>). La concentración de almidón se expresó como mg ml<sup>-1</sup> de peso fresco. Las lecturas de absorbancia se realizaron por triplicado para cada muestra en placas de 96 pocillos en un espectrofotómetro (Epoch, BioTek, USA).

## 2.6 Cuantificación de pigmentos fotosintéticos

Las cuantificaciones de pigmentos fotosintéticos se realizaron mediante el método espectrofotométrico descrito por Lichtenthaler y Wellburn (1983). Se masaron discos frescos de hojas con un diámetro de 10 mm de 10 individuos de los distintos tratamientos, y se sumergieron en acetona al 80% para la extracción de pigmentos fotosintéticos. Los extractos se analizaron en un espectrofotómetro a 470, 667 y 664 nm de longitud de onda y los contenidos de los distintos pigmentos se calcularon según las ecuaciones descritas por Lichtenthaler y Wellburn (1983) y se expresaron como mg ml<sup>-1</sup> de peso fresco.

## 2.7 Diseño experimental y análisis estadístico

Los experimentos realizados se establecieron de acuerdo a un diseño experimental completamente aleatorizado. Para verificar normalidad y homogeneidad de varianzas se utilizaron las pruebas de Shapiro- Wilk y Bartlett, respectivamente. Los resultados fueron analizados con el software R-Studio 4.2.2, con un nivel de significancia del 0,05. Para determinar la influencia del tipo de riego (agua, extracto de *U. europaeus* y extracto de *T. monspessulana*) y sustrato (sustrato nativo, invadido por *U. europaeus* e invadido por *T.*

*monspessulana*) sobre las variables, longitud de la planta (LP), longitud de la raíz principal (LR), contenido de masa seca, azúcares solubles totales (AST) y almidón (AL), se aplicó un ANOVA de dos vías y se realizaron contrastes mediante la prueba de Tukey. Las variables clorofilas *a*, clorofila *b* y clorofila total fueron analizadas mediante un ANOVA de una vía (para comparar 3 medias o más), y la prueba t de Student o t de Welch en dependencia del supuesto de homogeneidad de varianzas.

### III.RESULTADOS

#### 3.1 Influencia del sustrato y extractos de fabáceas invasoras en variables morfométricas y contenido de carbohidratos

##### 3.1.1 Caso *T. monspessulana*

La interacción entre el tipo de sustrato y el riego afectó significativamente la LP y la LR; los valores menores se obtuvieron en plántulas que crecieron en sustrato invadido con o sin riego (Tabla 1). La LP y LR de las plantas que crecieron en sustrato invadido y regadas con extractos acuosos disminuyó significativamente con respecto al control (Tabla 1). El extracto acuoso de *T. monspessulana* redujo la LP y LR en un 35% en las plántulas establecidas en sustrato invadido con respecto al control; sin embargo, el tipo de riego no tuvo un efecto significativo (Tabla 1). El tipo de sustrato y la irrigación por separado redujeron el contenido de masa seca en aproximadamente 5% en comparación con los controles (sustrato nativo y agua) (Tabla 1). El contenido de azúcares solubles totales varió significativamente en los tratamientos (Tabla 1). El mayor contenido de esta variable se registró en las plantas que crecieron en sustrato nativo regado con extracto, aunque el tipo de extracto por sí solo no influyó en los contenidos de dichos metabolitos (Tabla 1). En las plantas que crecieron en sustrato invadido, el contenido de azúcares solubles totales disminuyó significativamente respecto al control (Tabla 1). En cambio, el contenido de almidón no mostró diferencias significativas ni en la interacción ni cuando se compararon los tratamientos con el control (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados estadísticos (ANOVA de dos vías) para las variables longitud de planta (LP), longitud de la raíz (LR), masa seca (MS), azúcares solubles totales (AST) y almidón de plántulas de *Q. saponaria*, relacionadas con efectos del sustrato nativos (Na) e invadidos (IT) y riego con agua (Ag) y extracto acuoso de *T. monspessulana* (ET). Letras diferentes significan diferencias significativas para  $p \leq 0,05$ .

Factores e interacciones		LP (cm)	LR (cm)	MS (g)	AST (mg ml <sup>-1</sup> )	Almidón (mg ml <sup>-1</sup> )
<b>S x R</b>	IT/A	9,39 ± 0,90 <sup>b</sup>	5,44 ± 3,45 <sup>b</sup>	56,13 ± 9,84 <sup>a</sup>	3,88 ± 0,20 <sup>b</sup>	0,68 ± 0,12 <sup>a</sup>
	IT/ET	8,26 ± 0,95 <sup>b</sup>	6,32 ± 2,16 <sup>b</sup>	47,98 ± 8,95 <sup>b</sup>	2,85 ± 0,17 <sup>d</sup>	1,02 ± 0,16 <sup>a</sup>
	Na/Ag	14,33 ± 1,72 <sup>a</sup>	17,10 ± 7,40 <sup>a</sup>	59,21 ± 5,55 <sup>a</sup>	3,35 ± 0,10 <sup>c</sup>	0,77 ± 0,03 <sup>a</sup>
	Na/ET	14,05 ± 1,47 <sup>a</sup>	6,95 ± 6,91 <sup>b</sup>	56,23 ± 5,61 <sup>a</sup>	4,55 ± 0,19 <sup>a</sup>	0,61 ± 0,26 <sup>a</sup>
	Estadígrafos	2,34	156,50	3,20	127,62	7,05
	P- valor	≤ 0,0001	≤ 0,0001	0,0759	≤ 0,0001	0,029
<b>Sustrato</b>	IT	8,82 ± 1,08 <sup>b</sup>	5,94 ± 1,70 <sup>b</sup>	52,59 ± 7,84 <sup>b</sup>	3,36 ± 0,59 <sup>b</sup>	0,85 ± 0,22 <sup>a</sup>
	Na	14,13 ± 1,76 <sup>a</sup>	11,90 ± 5,61 <sup>a</sup>	57,84 ± 5,66 <sup>a</sup>	3,95 ± 0,68 <sup>a</sup>	0,69 ± 0,19 <sup>a</sup>
	Estadígrafos	277,65	179,20	23,80	35,22	2,83
	P- valor	≤ 0,0001	≤ 0,0001	≤ 0,0001	0,0003	0,131
<b>Riego</b>	Ag	11,74 ± 2,77 <sup>a</sup>	11,12 ± 6,29 <sup>a</sup>	57,95 ± 5,87 <sup>a</sup>	3,61 ± 0,33 <sup>a</sup>	0,72 ± 0,10 <sup>a</sup>
	ET	11,15 ± 3,28 <sup>a</sup>	6,70 ± 1,74 <sup>b</sup>	52,95 ± 7,60 <sup>b</sup>	3,70 ± 0,95 <sup>a</sup>	0,81 ± 0,30 <sup>a</sup>
	Estadígrafos	4,22	102,10	24,02	0,79	0,86
	P- valor	≤ 0,0001	≤ 0,0001	≤ 0,0001	0,398	0,382

### 3.1.2 Caso *U. europaeus*

La interacción entre el tipo de sustrato y el riego afectó significativamente el LP, el LR y el contenido de masa seca. Los menores valores de LP se obtuvieron en plántulas que se regaron con extracto acuoso de *U. europaeus*, tanto en sustrato invadido como nativo, pero el LR y el contenido de masa seca disminuyó significativamente cuando las plántulas crecieron en sustrato invadido por *U. europaeus*, independientemente de ser irrigadas con



agua o extracto acuoso (Tabla 2). El tipo de sustrato no afectó significativamente la LP; en cambio el riego con extracto indujo disminución significativa de esta variable (15%) (Tabla 2). En cambio, la LR de las plántulas que crecieron en el sustrato invadido y regadas con extracto y con agua disminuyó significativamente respecto al suelo nativo regado con agua (Tabla 2). Para la variable contenido de masa seca, la interacción entre el sustrato y el riego fue significativa (Tabla 2). El sustrato disminuyó significativamente el contenido de masa seca (55%), pero el riego con extracto no afectó dicha variable en el caso de sustrato invadido, pero si en el sustrato nativo (Tabla 2). La interacción entre el sustrato y el riego afectó significativamente el contenido de azúcares solubles totales y almidón (Tabla 2); incrementándose ambas variables significativamente en plántulas que crecieron en el sustrato invadido o irrigadas con extractos (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados estadísticos (ANOVA de dos vías) para las variables longitud de planta (LP), longitud de la raíz (LR), masa seca (MS), azúcares solubles totales (AST) y almidón (Al) de plántulas de *Q. saponaria*, relacionadas con efectos del sustrato nativos (Na) e invadidos (IU) y riego con agua (Ag) y extracto acuoso de *U. europaeus* (EU). Letras diferentes significan diferencias significativas para  $p \leq 0,05$ .

Factores e interacciones		LP (cm)	LR (cm)	MS (g)	AST (mg ml <sup>-1</sup> )	Al (mg ml <sup>-1</sup> )
<b>S x R</b>	IU/A	60,03 ± 5,83 <sup>a</sup>	9,73 ± 1,50 <sup>c</sup>	7,74 ± 7,24 <sup>b</sup>	4,28 ± 0,20 <sup>a</sup>	0,86 ± 0,10 <sup>b</sup>
	IU/EU	51,02 ± 9,20 <sup>b</sup>	9,29 ± 1,88 <sup>c</sup>	8,57 ± 7,17 <sup>b</sup>	4,37 ± 0,19 <sup>a</sup>	1,35 ± 0,11 <sup>a</sup>
	Na/Ag	59,33 ± 5,55 <sup>a</sup>	14,21 ± 1,72 <sup>a</sup>	17,10 ± 7,40 <sup>a</sup>	3,35 ± 0,10 <sup>b</sup>	0,77 ± 0,03 <sup>b</sup>
	Na/EU	55,24 ± 7,96 <sup>b</sup>	11,89 ± 1,40 <sup>b</sup>	14,62 ± 5,72 <sup>a</sup>	4,25 ± 0,12 <sup>a</sup>	0,75 ± 0,18 <sup>b</sup>
	Estadígrafos	1,71	16,26	6,09	20,39	13,89
	<i>P</i> - valor	0,1930	≤ 0,0001	0,0159	0,0019	0,0058
<b>Sustrato</b>	IU	56,49 ± 7,66 <sup>a</sup>	9,51 ± 1,48 <sup>b</sup>	8,15 ± 3,17 <sup>b</sup>	4,33 ± 0,18 <sup>a</sup>	1,11 ± 0,28 <sup>a</sup>
	Na	57,84 ± 7,08 <sup>a</sup>	13,02 ± 1,92 <sup>a</sup>	15,83 ± 3,03 <sup>a</sup>	3,80 ± 0,51 <sup>b</sup>	0,76 ± 0,12 <sup>b</sup>
	Estadígrafos	0,59	106	129,86	33,81	25,86
	<i>P</i> - valor	0,4430	≤ 0,0001	≤ 0,0001	0,0003	0,0009
<b>Riego</b>	Ag	59,86 ± 5,48 <sup>a</sup>	11,69 ± 2,93 <sup>a</sup>	12,29 ± 5,53 <sup>a</sup>	3,81 ± 0,53 <sup>b</sup>	0,82 ± 0,08 <sup>b</sup>
	EU	53,99 ± 7,85 <sup>b</sup>	10,81 ± 1,81 <sup>b</sup>	11,60 ± 4,34 <sup>a</sup>	4,31 ± 0,15 <sup>a</sup>	1,05 ± 0,36 <sup>a</sup>
	Estadígrafos	24,74	7,40	1,39	30,75	11,47
	<i>P</i> - valor	≤ 0,0001	0,0080	0,2420	0,0005	0,0095

### 3.2 Cuantificación de pigmentos fotosintéticos

En las plantas que crecieron en sustrato nativo con riego de los extractos de *T. monspessulana* y *U. europaeus* los contenidos de pigmentos fotosintéticos se afectaron significativamente, disminuyendo en aproximadamente un 20% (Fig. 1). No obstante, no hubo diferencias significativas con el control en el caso de los contenidos de clorofila *a* y clorofila total bajo riego con extractos (Fig. 1a, c). Los valores de clorofila *a*, *b* y total fueron significativamente menores en las plántulas irrigadas con extracto de *U. europaeus* respecto al control, aunque sin diferencias significativas con las plántulas irrigadas con extracto de *T. monspessulana* (Fig. 1a-c).

Las plantas que crecieron en sustrato invadido por *T. monspessulana* y se regaron con extracto de dicha fabácea, mostraron valores de clorofila *a* y clorofila total inferiores al control (Fig. 2a, c). Sin embargo, no hubo diferencias en la concentración de clorofila *b* respecto al control (Fig. 2b). Para el sustrato invadido por *U. europaeus*, la irrigación con extracto de esta especie invasora no tuvo influencia en el contenido de las variables analizadas (Fig. 3a-c).

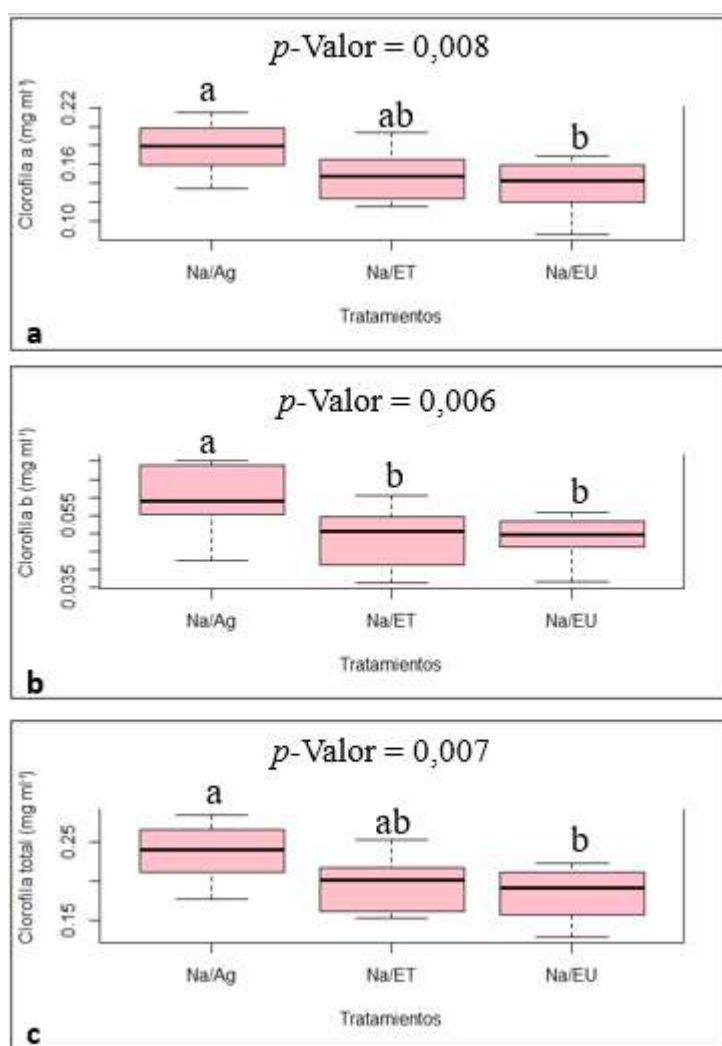


Fig. 1. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos en hojas de *Q. saponaria* que crecieron en sustrato nativo (Na) y regadas con ET (Extracto de *T. monspessulana*) y EU (Extracto *U.*

*europaeus*). (a) clorofila *a*, (b) clorofila *b*, (c) clorofila total. Los datos están representados por su mediana. Letras distintas significan diferencia entre los tratamientos con  $p < 0,05$ .

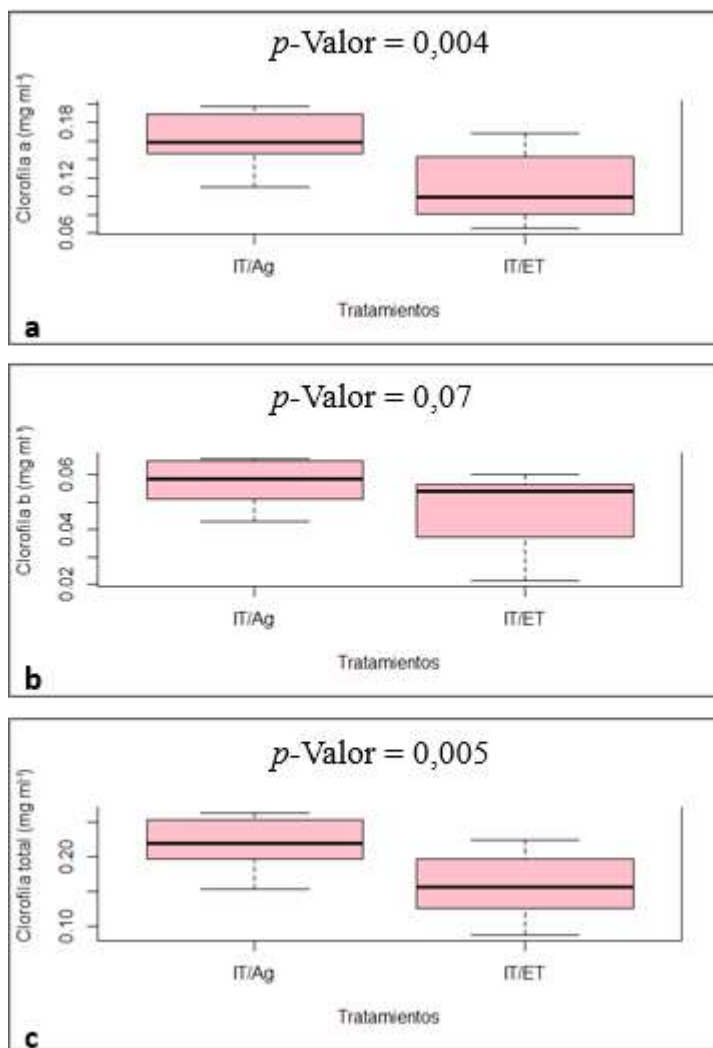


Fig. 2. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos en hojas de *Q. saponaria* que crecieron en sustrato invadido de *T. monspessulana* (IT) y regadas con extracto de *T. monspessulana* (ET). (a) clorofila *a*, (b), clorofila *b*, (c) clorofila total. Los datos están representados por su mediana,  $p \leq 0,05$  indica diferencias significativas entre los tratamientos.

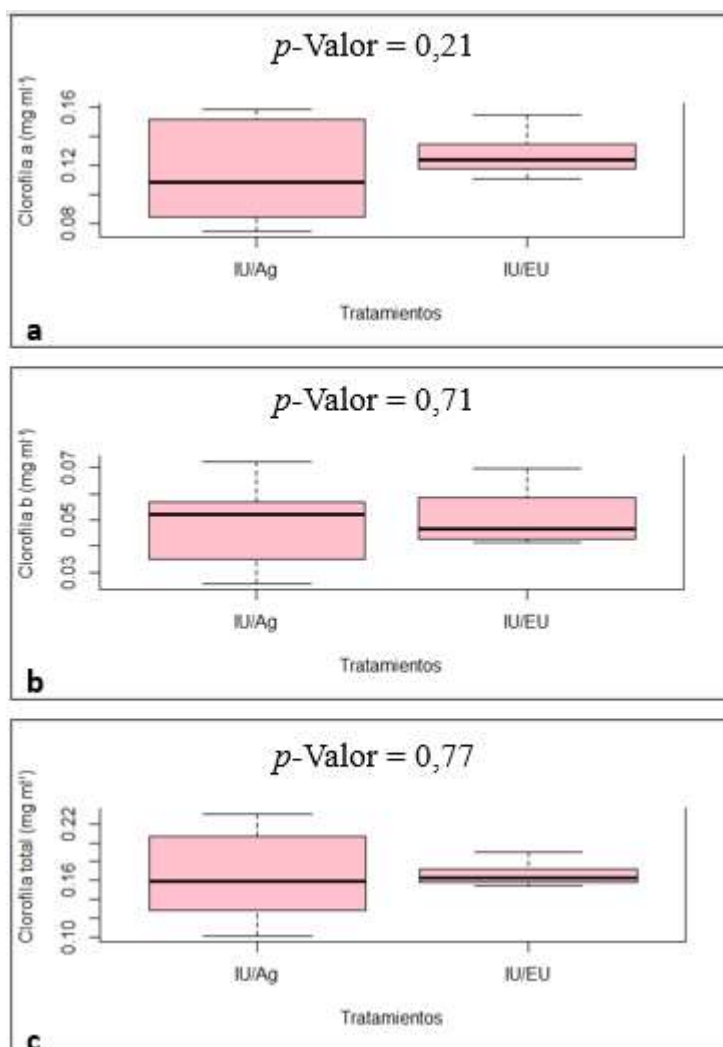


Fig. 3. Cuantificación de pigmentos fotosintéticos en hojas de *Q. saponaria* que crecieron en sustrato invadido de *U. europaeus* (IU) y regadas con extracto de *U. europaeus* (EU). (a) clorofila *a*, (b) clorofila *b*, (c) clorofila total. Los datos están representados por su mediana,  $p \leq 0,05$  indica diferencias significativas entre los tratamientos.

#### IV. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indican que las especies *T. monspessulana* y *U. europaeus* presentan un alto potencial alelopático, cuyos aleloquímicos no solo están presente en las partes aéreas de la planta, sí no que además son depositados y retenidos en el sustrato durante un tiempo, pues los microorganismos los consumen y/o transforman paulatinamente. También estos compuestos provocan modificaciones en las propiedades físicas y químicas de los sustratos (Aguilera *et al.* 2015). La familia Fabaceae es reconocida por tener especies altamente fitotóxicas (Garcia *et al.* 2018), que producen y liberan compuestos orgánicos en su entorno a través de la lixiviación, volatilización, exudación de raíces y de forma pasiva por la descomposición y deposición de sus órganos en el sustrato donde crecen (Dayan *et al.* 2009). Estos aleloquímicos interfieren en la división y elongación celular (Dayan *et al.* 2009), afectan la integridad de la membrana celular (Hejl *et al.* 2004), modifican el estatus hídrico y la absorción de nutrientes de la planta receptora (Soltys *et al.* 2012), alteran el transporte de electrones de la cadena fotosintética y respiratoria (Hussain *et al.* 2011), interfieren en el equilibrio hormonal de las plantas (Potters *et al.* 2011) y alteran la síntesis y la actividad de las proteínas y la expresión génica (Shao *et al.* 2007), lo que se revierte en disminución del crecimiento y desarrollo de las plantas receptoras.

En *Q. saponaria* las variables de crecimiento (LP, LR y contenido de masa seca) disminuyeron por el efecto de los aleloquímicos presentes en los extractos acuosos, y probablemente también por aleloquímicos residentes en el sustrato. Las características físicas y químicas de los sustratos formados bajo el dosel de estas fabáceas invasoras también pueden haber ejercido alguna influencia en la respuesta de las plantas de *Q. saponaria*. El mismo es un estudio que está en proceso en el Laboratorio de Semioquímica Aplicada, y más adelante contribuirá a esclarecer mejor dicha posible influencia.

Aunque en este trabajo no se identificaron los aleloquímicos presentes en los sustratos invadidos por *U. europaeus* y *T. monspessulana*, es reconocido que los exudados de las

raíces de las plantas fitotóxicas representan una fuente dinámica y sistemática de secreción de aleloquímicos. De esta manera, estos compuestos interfieren notablemente en las interacciones planta-planta. Así, las plantas donantes (invasoras) pueden inhibir el crecimiento y desarrollo de las plantas vecinas receptoras (nativas) (Bertin *et al.* 2003, Bais *et al.* 2006). Las partes aéreas de las plantas que se depositan bajo el dosel y cercanas al área de goteo, se descomponen por medio de microorganismos y anélidos. De este modo, se forma progresivamente un sustrato enriquecido con aleloquímicos y tiene características definidas por el material vegetal que lo ha originado (Dayan *et al.* 2009). La diversidad y concentración de aleloquímicos en el sustrato está sujeta a variación, en dependencia de las estaciones del año. Por ejemplo, durante las etapas lluviosas el sustrato tiende a lavarse mucho más que en el verano con sequía prolongada, y en el invierno la actividad microbiana disminuye debido a las bajas temperaturas, por lo que también se reduce la liberación de compuestos químicos debido a la ralentización de la descomposición de los restos vegetales (Aguilera *et al.* 2015). Los aleloquímicos en el sustrato pueden actuar directamente sobre otras plantas, o indirectamente al ser degradados o transformados por microorganismos del sustrato. También pueden estimular a terceras especies para producir compuestos que interfiera a la planta receptora, o cambiar los factores abióticos del sustrato para afectar a las plantas que cohabitan con la invasora (Scavo *et al.* 2019). Un caso que ilustra lo antes mencionado es la reducción de la densidad y tamaño de algunas malezas por sustratos enriquecidos con biomasa de las fabáceas *U. europaeus* y *C. scoparius* (Pardo-Muras *et al.* 2020).

Trabajos previos indican que *Q. sapanoria* es sensible a los efectos alelopáticos inducidos por extractos provenientes de partes aéreas de *A. dealbata*, otra fabácea invasora del centro-sur de Chile (Aguilera *et al.* 2015). De igual forma, la nativa *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., mostró ser sensible a extractos acuosos de *T. monspessulana*, en ensayos *in vitro* y en sustrato (Alvarado 2022). Sin embargo, el potencial alelopático de *T. monspessulana* ha sido poco estudiado, aunque se ha identificado la presencia de fenoles y alcaloides con efectos alelopáticos reconocidos (Alvarado 2022). En el caso de *U.*

*europaeus* se ha comprobado su efecto alelopático en el crecimiento y desarrollo de especies agrícolas (Hozawa y Nawata 2020) y de *L. sativa* (López – Rodríguez *et al.* 2022) y *A. retroflexus* (Pardo-Muras *et al.* 2019). Entre los principales grupos de metabolitos relacionados a esta actividad fitotóxica se han descrito compuestos fenólicos y alcaloides (Pardo-Muras *et al.* 2019; López – Rodríguez *et al.* 2022).

El estrés inducido por los extractos acuosos de ambas fabáceas, también provocaron disminución de los contenidos de clorofila en las hojas de *Q. saponaria*. Esta reducción de los pigmentos fotosintéticos puede estar relacionado con el daño oxidativo inducido por los aleloquímicos en las plantas receptoras, que conlleva a una sobreproducción de especies reactivas de oxígeno (Ye *et al.* 2006). Esto trae como consecuencia disminución del potencial de la maquinaria fotosintética, que conduce a alteraciones en el metabolismo de los carbohidratos y su transporte desde las hojas hasta el resto de los órganos de la planta (Venkateswarlu *et al.* 2011). En consecuencia, se produce un aumento de azúcares solubles y sacarosas en las hojas (Couee *et al.* 2006). Este trabajo se observó en las hojas de las plantas de *Q. saponaria* que crecieron bajo la influencia de los extractos de las dos fabáceas invasoras y en los sustratos invadidos, que la concentración de los azúcares solubles totales fue mayor comparada con sus respectivos controles. La disminución del contenido de los azúcares solubles totales en hojas de plantas sometidas a estrés aleloquímico se ha descrito en otros sistemas como *Eucalyptus rostrata* S. - *Zea mays* L. (Hegab *et al.* 2016) y *Allium sativum* L.- *Cucurbita maxima* D. (Ding *et al.* 2019).

La sacarosa y el almidón son los productos principales de la fotosíntesis. En plantas bajo estrés aleloquímico se ha observado incremento de los contenidos de sacarosa en las hojas (Hegab *et al.* 2016; Ding *et al.* 2019) a consecuencia del aumento de los azúcares solubles totales, lo que estimula la activación de las enzimas que catalizan la síntesis de sacarosa. Altos niveles de sacarosa en el citoplasma celular promueven la síntesis de almidón (Yuan *et al.* 2015). Aunque en este trabajo no se cuantificó el contenido de sacarosa, sí se observó un ligero incremento del contenido de almidón en las hojas de las plantas de *Q. saponaria* sometidas a estrés por los aleloquímicos presentes en el sustrato y en los extractos acuosos



de ambas invasoras, aunque este aumento no fue significativo en el caso de *T. monspessulana*.

La respuesta negativa de las plantas receptoras a los aleloquímicos, se manifiesta como un retraso en el crecimiento y destrucción de tejidos, como resultado del daño oxidativo a la planta. Se cree que el estrés oxidativo es un modo de acción putativo de los aleloquímicos, inducido por la sobreproducción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y, en consecuencia, causa la peroxidación lipídica (Ye *et al.* 2006). Los efectos fisiológicos observados con mayor frecuencia asociados con el daño mediado por ROS desencadenado por compuestos aleopáticos son las alteraciones de la fotosíntesis y la disminución de la amplitud de la clorofila y la fluorescencia (Czarnota *et al.* 2001).

Los resultados del presente estudio indican que la respuesta de la planta receptora, en este caso *Q. saponaria*, varía en dependencia de la planta donante. Esto pudiera estar relacionado con los aleloquímicos de cada especie. Aunque ambas especies son fabáceas, las concentraciones y tipos de aleloquímicos pueden ser diferentes. En los órganos aéreos de *T. monspessulana* se han identificado tanto fenoles como alcaloides con efecto alelopático asociado a la inhibición de la germinación, el enraizamiento y crecimiento de otras plantas, y a la reducción de biomasa y acumulación de clorofila (Bachheti *et al.* 2019). Los alcaloides quinolizidínicos mayoritarios de esta especie son la anagirina, la lupanina, citisina y caulofilina (Alvarado 2022), los cuales se han reportado como inhibidores de la germinación de ciertas especies vegetales (Zamora-Natera *et al.* 2008). En el caso de la invasora *U. europaeus* se han detectado también alcaloides quinolizidínicos como la N-metilcitisina, lupanina, argentamina, termopsina, citisina N-[2-aminoetilo] y citisina (López-Rodríguez *et al.* 2022). Aun cuando hay al menos dos alcaloides iguales en ambas especies, hay diferencias en el perfil de alcaloides de *U. europaeus* y *T. monspessulana*. Desde el punto de vista de la actividad biológica, hay que tomar en cuenta que dichos compuestos no actúan en la naturaleza de manera

independiente, por lo que hay que considerar el efecto sinérgico y aditivo de los aleloquímicos en su modo de actuación (Aslam *et al.* 2017).

## V. CONCLUSIONES

1. El estrés provocado por aleloquímicos presentes en extractos de las fabáceas invasoras *T. monspessulana* y *U. europaeus* y en el sustrato invadido, interfirieron el crecimiento y desarrollo de la especie nativa *Q. saponaria*, lo que se reflejó en la disminución de la longitud de la planta y raíces y contenido de masa seca.
2. Los extractos acuosos de ambas fabáceas invasoras y el sustrato invadido, incrementaron la concentración de azúcares solubles totales y almidón en las hojas de plantas de *Q. saponaria* en la etapa fenológica temprana de crecimiento.
3. La concentración de clorofila *a* y clorofila *b* en *Q. saponaria*, disminuyó producto al estrés provocado por aleloquímicos presentes en extractos de las fabáceas invasoras *T. monspessulana* y *U. europaeus*, así como por la propia influencia del sustrato.
4. Se revela por primera vez, desde una perspectiva semioquímica, el nivel de daño y riesgo a que se somete *Q. saponaria* cuando es alcanzada, durante su crecimiento inicial, por el frente de colonización de *T. monspessulana* y de *U. europaeus*.

## VI. BIBLIOGRAFÍA

1. Aguilera, N., Becerra, J., Villaseñor-Parada, C., Lorenzo, P., González, L., Hernández, V. (2015a). Effects and identification of chemical compounds released from the invasive *Acacia dealbata* Link. *Chemistry and Ecology*, 31 (6): 479-493.
2. Aguilera, N., Becerra, J., Guedes, L. M., Villaseñor-Parada, C., González, L., Hernández, V. (2015b). Allelopathic effect of the invasive *Acacia dealbata* Link (Fabaceae) on two native plant species in south-central Chile. *Gayana Botánica*, 72(2), 231.
3. Alvarado, U. (2022). Efectos de aleloquímicos liberados por la fabácea invasora *Teline monspessulana* (L.) K. Koch sobre el crecimiento inicial del árbol nativo *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. Memoria de título, Ingeniería en Biotecnología Vegetal, Universidad de Concepción, Concepción.
4. Al Harun, M. A. Y., Johnson, J., Uddin, M. N., Robinson, R. W. (2015). Identification and phytotoxicity assessment of phenolic compounds in *Chrysanthemoides monilifera* subsp. *monilifera* (Boneseed). *PloS one*, 10(10).
5. Arroyo, M. T., Marquet, P., Marticorena, C., Simonetti, J., Cavieres, L., Squeo, F., Massardo, F. (2008). El hotspot chileno, prioridad mundial para la conservación. *Biodiversidad de Chile, patrimonio y desafíos*, 90-93.
6. Aslam, F., Khaliq, A., Matloob, A., Tanveer, A., Hussain, S., Zahir, Z. A. (2017). Allelopathy in agro-ecosystems: a critical review of wheat allelopathy-concepts and implications. *Chemoecology*, 27(1), 1-24.
7. Bachheti, R. K., Konwarh, R., Gupta, V., Husen, A., Joshi, A. (2019). Síntesis verde de nanopartículas de óxido de hierro: tecnología de punta y aplicaciones multifacéticas. *Nanomateriales y potencial vegetal*. Springer, Cham (pp. 239-259).

8. Bais, H.P., Weir, T.L., Perry, L.G., Gilroy, S., Vivanco, J.M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review Plant Biology*. 57, 233–266.
9. Batish, D.R., Lavanya, K., Singh, H.P. Kohli, R. K (2007). Phenolic allelochemicals released by *Chenopodium murale* affect the growth, nodulation and macromolecule content in chickpea and pea. *Plant Growth Regulator* 51, 119–128.
10. Bertin, C., Yang, X. H., Weston, L.A. (2003). The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant Soil*, 256, 67–83.
11. Bruno, J., Stachowicz, J., Bertness, M. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18 (3): 119-125.
12. Blanco, Y. (2006). La utilización de la alelopatía y sus efectos en diferentes cultivos agrícolas. *Cultivos Tropicales*, 23: 5-16.
13. Blossey, B., Notzold, R. (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83 (5): 887-889.
14. Bustamante, R. O., Quiñones, D., Duarte, M., Goncalves, E., Cavieres, L. A. (2022). Invasive stages within alien species and hutchinson’s duality: an example using invasive plants of the family Fabaceae in Central Chile. *Plants*, 11(8): 1063.
15. Callaway, R., Ridenour, W. (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2 (8): 436-443.
16. Courtois, B. y Olofsdotter, M. (1998). Incorporating the allelopathy trait in upland rice breeding programs. En: Olofsdotter, M. ed. *Allelopathy in Rice*. Manila, Filipinas: Int. Rice Research Institute. pp. 57-68.
17. Chow, P. S., Landhäusser, S. M. (2004). A method for routine measurements of total sugar and starch content in woody plant tissues. *Tree Physiology* 24: 1129–1136.

18. Davis, M. A., Grime, J. P., Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology*, 88(3): 528-534.
19. Dayan, F. E., Howell, J., Weidenhamer, J. D. (2009). Dynamic root exudation of sorgoleone and its in planta mechanism of action. *Experimental Botany*, 60: 2107–2117.
20. Dickinson, R. E. (1979). Analytical procedures for the sequential extraction of <sup>14</sup>C-labeled constituents from leaves, bark and wood of cottonwood plants. *Physiologia Plantarum* 45: 480–488.
21. Dinerstein, E., Olson, D. M., Graham, D. J., Webster, A. L., Primm, S. A., Bookbinder, M. P., Ledec, G. (1995). Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe (p. 135).
22. Ding, H., Ali, A., Cheng, Z. (2019). An allelopathic role for garlic root exudates in the regulation of carbohydrate metabolism in cucumber in a hydroponic co-culture system. *Plants*, 9(1): 45.
23. Eisner, T., Meinwald, J. (1995). *Chemical ecology: The chemistry of biotic interaction*. Washington D.C.; National Academy Press.
24. Fitter, A. (2003). Making allelopathy respectable. *Science*. 301 (5638): 1337-1338.
25. Fuentes, N., Pauchard, A., Sánchez, P., Esquivel, J., Marticorena, A. (2013). A new comprehensive database of alien plant species in Chile based on herbarium records. *Biological Invasions*, 15(4): 847-858.
26. Fuentes, N., Sánchez, P., Pauchard, A., Urrutia, J., Cavieres, L., Marticorena, A. (2014). *Plantas invasoras del Centro-Sur de Chile: una guía de campo*. Laboratorio de Invasiones biológicas (LIB). Universidad de Concepción.
27. García, R. A., Fuentes-Lillo, E., Carrasco, S., Esquivel, J., Fuentes-Ramírez, A., Aguilera, N., Pauchard, A. (2018). Invasión de fabáceas en Chile: avances en el estudio de sus patrones, procesos e impactos. *Bioinvasiones*, 7(1): 4- 29.

28. García, N., Ormazabal, C. (2008). Árboles nativos de Chile, p 82.
29. García, R. A., Fuentes-Ramírez, A., Pauchard, A. (2012). Effects of two nitrogen-fixing invasive plants species on soil chemical properties in south-central Chile. *Gayana Botánica*, 69(1): 189-192.
30. Hegab, M.M., Gabr, M.A., Al-Wakeel, S.A.M., Hamed, B.A. (2016). Allelopathic potential of *Eucalyptus rostrata* leaf residue on some metabolic activities of *Zea mays* L.. *Plant Science*, 4: 11–21.
31. Hejl, A. M., Koster, K. L. (2004). Juglone disrupts root plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase activity and impairs water uptake, root respiration, and growth in soybean (*Glycine max*) and corn (*Zea mays*). *Chemical Ecology*, 30: 453–471.
32. Hierro, L., Maron, L., Callaway, R. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93(1): 5-15.
33. Hozawa, M., Nawata, E. (2020). Allelopathic effects of leaf litter leachates of *Ulex europaeus* on its own and other species seed germination and seedlings growth. *Allelopathy Journal*, 49(2): 217–228. <https://doi.org/10.26651/allelo.j/2020-49-2-1266>
34. Hussain, M. I., Reigosa, M. J. (2011). A chlorophyll fluorescence analysis of photosynthetic efficiency, quantum yield and photon energy dissipation in PSII antennae of *Lactuca sativa* L. leaves exposed to cinnamic acid. *Plant Physiology and Biochemistry*, 49: 1290–1298.
35. Jarma, A., Cardona, C., Araméndiz, H. (2012). Efecto del cambio climático sobre la fisiología de las plantas cultivadas: una revisión. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*, 15(1): 63-76.
36. Lamarque, J., Delzon, S., Lortie, J. (2011). Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. *Biological Invasions*, 13 (9): 1969-1989.

37. Lei, L., Zhao, Y., Shi, K., Liu, Y., Hu, Y., Shao, H. (2021). Phytotoxic activity of alkaloids in the desert plant *Sophora alopecuroides*. *Toxins*, 13(10): 706.
38. Loffredo, E., Monaci, L., Senesi, N. (2005). Humic substances can modulate the allelopathic potential of caffeic, ferulic, and salicylic acids for seedlings of lettuce (*Lactuca sativa* L.) and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53 (24): 9424-9430.
39. López-Martínez, L., Aguilar, L. M., Dublán-García, O. (2014). Actividad antioxidante e inhibidora de  $\alpha$ -glucosidasa y  $\alpha$ -amilasa de tres variedades de cebolla (*Allium cepa* L.). *Nova Sentia*, 6(12), 234-347.
40. López, R., Cano, M. (2012). *Acacia farnesiana* (L.) Willd. (Fabaceae: Leguminosae), una especie exótica con potencial invasivo en los bosques secos de la isla de Providencia (Colombia). *Biota Colombiana*, 13 (2): 232- 246.
41. López-Rodríguez, A., Hernández, M., Carrillo-Galvez, A., Becerra, J., Hernández, V. (2022). Phytotoxic activity of *Ulex europaeus*, an invasive plant on Chilean ecosystems: separation and identification of potential allelochemicals. *Natural Product Research*, 1-7.
42. Marquis, R. J., Newell, E. A., Villegas, A. C. (1997). Non-structural carbohydrate accumulation and use in an understorey rain-forest shrub and relevance for the impact of leaf herbivory. *Functional Ecology*, 11: 636–643.
43. Matthei, O. (1995). *Manual de las Malezas que crecen en Chile*. Alfabeto Impresores. Santiago. Chile. 545 pp.
44. Macías, F., Varela, R., Torres, A., Oliva, R., Molinillo, J. (1998). Bioactive norsesquiterpenes from *Helianthus annuus* with potential allelopathic activity. *Phytochemistry*, 48 (4): 631-636.
45. Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.



46. Mendoza, D. L., Loza, S. A. (2014). Actividad inhibitoria alfa-amilasa y fenoles totales en extractos etanólicos de hojas de *Smallanthus sonchifolius* (yacón). *Revista Cubana de Plantas Medicinales*, 19: 310-318.
47. Overvoorde, P., Fukaki, H., Beeckman, T. (2010). Auxin control of root development. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 2(6): a001537.
48. Pardo-Muras, M., G. Puig, C., Pedrol, N. (2019). *Cytisus scoparius* and *Ulex europaeus* produce volatile organic compounds with powerful synergistic herbicidal effects. *Molecules*, 24(24): 4539.
49. Poorter L. y Kitajima K. (2007). Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 88: 1000-1011.
50. Potters, G., Pasternak, T. P., Guisez, Y., Palme, K. J., Jansen, M. A. K. (2007). Stress-induced morphogenic responses: Growing out of trouble? *Trends Plants Science*, 12: 98–105.
51. Poth, A., Colgrave, M., Philip, R., Kerenga, B., Daly, N., Anderson, M., Craik, D. (2011). Discovery of cyclotides in the Fabaceae plant family provides new insights into the cyclization, evolution, and distribution of circular proteins. *ACS Chemical Biology*. 6 (4): 345-355.
52. Quiroz, C., Pauchard, A., Marticorena, A., Cavieres, L. (2009). *Manual de plantas invasoras del centro-sur de Chile*. Concepción: Laboratorio de Invasiones Biológicas.
53. Reigosa, M., Pedrol, L., González, L. (2006). *Allelopathy: a physiological process with ecological implications*. First edition. Springer Science & Business Media. Dordrecht, The Netherlands. 565 p.
54. Rice, E. (1984). *Allelopathy*. Second edition. Academic Press. New York, E.E.U.U. 424 p.
55. Sanz, M., Dana, E., Sobrino, E. (2004). *Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España*. Ministerio de Medio Ambiente. Dirección General para la Biodiversidad. Madrid, España. 260 p

56. Scott, B. (2005). The temporal effects of *Ulex europaeus* on soil properties and modeling impact of invasive species with respect to time. A thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science, University of Washington, WA, USA.
57. Shao, H. B., Chu, L. Y., Lu, Z. H., Kang, C. M. (2007). Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells. *International Journal of Biological Sciences*, 4: 8–14.
58. Simpson, M. (2006). *Plant systematics*, Chapter 8. Elsevier Academic Press. Burlington, USA. 262 p.
59. Soltys, D., Rudzinska-Langwald, A., Gniazdowska, A., Wisniewska, A., Bogatek, R. (2012). Inhibition of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) root growth by cyanamide is due to altered cell division, phytohormone balance and expansin gene expression. *Planta*, 236: 1629–1638.
60. Vanderklein D.W. y Reich P.B. (1999). The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits. *New Phytologist*, 144: 121-132.
61. Venkateswarlu, B., Maheswari, M., Shanker, A.K., Shanker, C. (2012). *Crop stress and its management: perspectives and strategies*, Springer: Dordrecht, The Netherlands.
62. Wang, Q., Jin, S., Ruan, X. (2009). Ecological explanations for invasion of exotic plants. *Frontiers of Biology China*, 4: 271-278.
63. Wang, R., Deng, X., Gao, Q., Wu, X., Han, L., Gao, X., Bai, C. (2020). *Sophora alopecuroides* L.: an ethnopharmacological, phytochemical, and pharmacological review. *Journal of Ethnopharmacology*, 248: 112172.
64. Wei, Z., Li-Ying, L., Li-Yan, H., Wei, C., Kai, S., Qi-Biao, S. Ashaduzzaman, S., Run-Han, S., Chuan-Chao, D., (2018). Evidence for the involvement of auxin, ethylene and ROS

- signaling during primary root inhibition of arabidopsis by the allelochemical benzoic acid, *Plant and Cell Physiology*, 1889–1904.
65. Weir, T., Park, S., Vivanco, J. (2006). Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology*, 7: 472-479.
66. Ye, S. F., Zhou, Y. H., Sun, Y., Zou, L. Y., Yu, J. Q. (2006). Cinnamic acid causes oxidative stress in cucumber roots and promotes incidence of *Fusarium wilt*. *Environmental and Experimental Botany*, 56(3): 255-262.
67. Yuan, Y., Zhong, M., Shu, S., Du, N., He, L., Yuan, L., Sun, J., Guo, S. (2015). Effects of exogenous putrescine on leaf anatomy and carbohydrate metabolism in cucumber (*Cucumis sativus* L.) under salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 34: 451–464.
68. Zamora-Natera, F., García-López, P., Ruiz-López, M., y SalcedoPérez, E. (2008). Composición de alcaloides en semillas de *Lupinus mexicanus* (Fabaceae) y evaluación antifúngica y alelopática del extracto alcaloideo. *Agrociencia*, 42(2): 185-192.