

RACHEL BENETTI QUEIROZ

Este exemplar corresponde a redação final
da tese defendida pela candidata
Rachel Benetti Queiroz e aprovada pela
Comissão Julgadora.

9/12/87



"VARIACÃO DE TERPENOS E SEU PAPEL NA DEFESA
CONTRA HERBÍVOROS EM *Hyptis suaveolens* (L.)
POIT. (LABIATAE)".

CAMPINAS - 1987 -

RACHEL BENETTI QUEIROZ

"VARIACÃO DE TERPENOS E SEU PAPEL NA DEFESA
CONTRA HERBÍVOROS EM *Hypsis suaveolens*(L.)
POIT. (LABIATAE)",

*Tese apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Es-
tadual de Campinas, para ob-
tenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas, área de
Biologia Vegetal.*

ORIENTADOR:

- DR. GEORGE JOHN SHEPHERD

CAMPINAS - 1987 -

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

- A G R A D E C I M E N T O S -

Ao Prof. Dr. WILLIAM HENRY STUBBLEBINE, pela orientação desse trabalho na fase inicial.

Ao Prof. Dr. GEORGE JOHN SHEPHERD, pela orientação e sugestões na fase final desse trabalho.

Aos Profs. Dr. WOODRUFF WHITMAN BENSON, Dr. ARÍCIO XAVIER LINHARES e Dr. CARLOS ALFREDO JOLY, pelas sugestões durante o exame prévio.

À Profa. Dra. ANITA MARSAIOLI, do Instituto de Química da UNICAMP, pela orientação nas análises químicas.

Ao Prof. Dr. SODEK, pelo auxílio nas dificuldades cromatográficas.

Ao Dr. V. O. BECKER, da EMBRAPA, pelas identificações dos herbívoros e a ALPINA BEGOSSI pela identificação dos coleópteros.

À Profa. Dra. A.M.P. MARTINS DIAS, pela identificação de alguns parasitas.

À Profa. ANA AZEVEDO e Prof. Dr. JOÃO VASCONCELOS, pela revisão e sugestões do manuscrito.

Aos Dra. ANITA MARSAIOLI, DIEBERGER ÓLEOS ESSENCIAIS S/A., FIRMENICH E CIA. LTDA., pelas doações das amostras de óleos essenciais.

À Dra. JEAN LANGENHEIM, da Universidade da Califórnia, pela doação do padrão da espécie *Pseudotsuga menziesii*.

Ao WILL, pelos programas estatísticos.

Ao Dr. NIELSEN, do Centro de Pesquisa da Rhodia, pelas análises de espectrometria de massa acoplada à cromatografia gasosa (GC/MS).

Aos Profs. Dr. HERMÓGENES LEITÃO FILHO e Dr. FERNANDO MARTINS, pela liberação de verbas para a compra de gases e papel para as análises cromatográficas.

Aos órgãos CAPES e CNPq, pelos auxílios financeiros.

Ao Prof. Dr. WILLIAM JOSÉ DA SILVA, pela preservação das populações de estudo na área UNICAMP.

À FEPASA, pela autorização para a realização do trabalho no Horto Florestal de Sumaré.

À MÁRCIA REGINA SIQUEIRA, pela companhia, amizade e auxílio no trabalho de campo.

À ESMERALDA ZANCHETTA BORGHI e ROBERTO BORGHI pelas ilustrações e amizade.

Ao ROBERTO e MARIA ELISA NOGUEIRA pela amizade e troca de conhecimentos.

Ao Prof. JORGE TAMASHIRO pela identificação de algu-

mas espécies vegetais.

À IZABEL PEREIRA DE ASSIS TOZZI, por sua solicitude e auxílio nas atividades de laboratório.

À MARIA CRISTINA S. BARRETO, pelo trabalho datilográfico.

À todos os AMIGOS da Botânica e Ecologia, pela amizade em todos esses anos.

À MÁRCIA, ESMÊ, ANA, NEUSINHA, GEORGE, ISABEL, LUÍZA, ROBERTO, MARIA ELISA e MARINA, pelo incentivo para a conclusão desse trabalho.

À MEUS IRMÃOS, CUNHADOS e SOBRINHOS, pelo carinho e entusiasmo por toda a minha vida.

Ao BETO, pelo carinho e incentivo que nunca faltaram.

À *minha MÃE* e a *meu PAI* pela formação que tive e o exemplo de perseverança que me deram, eu agradeço muito.

- Í N D I C E -

	Páginas
I - INTRODUÇÃO	1
1. Substâncias secundárias e herbivoria	1
2. Escolha das plantas hospedeiras por herbívoros	2
3. Polífagos e monófagos	8
4. Sistemas de desintoxicação.	11
5. Coevolução entre planta-inseto.	12
6. Preferência de tecidos pelos herbívoros	13
7. Densidade de herbívoros por planta e correlação com o seu habitat.	15
8. A espécie <i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit	16
9. Herbívoros presentes em <i>Hyptis suaveolens</i>	18
II - MATERIAL E MÉTODOS	25
1. Descrição das áreas de estudo	25
2. Análises qualitativas e quantitativas dos terpenos.	33
3. Relação entre área foliar e o produto do comprimento e largura das folhas	39
4. Relação entre área foliar e altura da planta.	40
5. Crescimento e distribuição das plantas	41

	Páginas
6. Herbívoros e seus efeitos	44
7. Variações nas intensidades luminosas das populações.	46
III - RESULTADOS	47
1. Luminosidade nas populações	47
2. Relação entre o produto do comprimen- to e largura das folhas e área foliar	49
3. Relação entre altura da planta e área foliar.	58
4. Relação entre área foliar e altura to- tal ao longo do desenvolvimento . . .	62
5. Desenvolvimento das plantas e sua den- sidade ao longo do ciclo de vida. . .	78
6. Análises qualitativas e quantitativas dos terpenos.	87
7. Observações de herbívoros e grau de herbivoria.	97
8. Desenvolvimento de herbívoros sujei- tos à diferentes dietas	104
9. Herbivoria, variação na composição e área foliar	107
IV - DISCUSSÃO.	118
1. Polimorfismo químico.	118
2. Interação planta-herbívoros	127
3. Relação entre aparência-defesa química. .	130
4. Polimorfismo e agroecossistemas . . .	132

Páginas

V - CONCLUSÃO.	134
VI - RESUMO	136
VII - SUMMARY.	138
VIII - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	140

I - INTRODUÇÃO

1. SUBSTÂNCIAS SECUNDÁRIAS E HERBIVORIA

Compostos secundários em vegetais são sintetizados a partir das substâncias do metabolismo primário (carboidratos, aminoácidos e gorduras) e incluem diversos grupos químicos como alcalóides, terpenóides, fenóis, glicosídeos cianogênicos, e esteróides, entre outros. Algumas dessas substâncias funcionam como fitohormônios (derivados de indolil, giberilinas, fitoquininas e ácido abscísico); outras são a base dos ácidos nucleicos (purinas e pirimidinas), outras ainda são componentes da clorofila (porfirinas), e fazem parte também do sistema fotocromo, de coenzimas e também do polímero estrutural lignina, etc. (HESS 1975).

A presença de um dado composto em uma espécie de planta depende da disponibilidade da via metabólica que está em uso pela planta, do requerimento para a síntese do composto químico e da disponibilidade no ambiente de elementos nutricionais, como nitrogênio, no caso de alcalóides, por exemplo. Frequentemente são restritos a partes específicas da planta, como pêlos glandulares, vacúolos, canais resiníferos, etc.

A correlação entre a ocorrência de substâncias secundárias e caracteres morfológicos tem sido útil na taxonomia vegetal.

As substâncias secundárias tem sido amplamente discu-

tida em relação às suas funções ecológicas (SEIGLER 1977), como suas funções alelopáticas (WHITTAKER e FEENY 1971; HALLIGAN 1975, FEENY 1977, RICE 1977), de atração de polinizadores (CAMMERLOHER 1931 e WILLIAMS 1983), de defesa contra herbívoros (SMITH 1965, 1966, REHR *et al.* 1973, CATES 1975, LANGENHEIM *et al.* 1977, 1980 entre outros) e patógenos (LEVIN 1976, FEENY 1977, ARRHENIUS e LANGENHEIM 1983), e alguns poucos como reguladoras do desenvolvimento de plantas superiores (GROSS 1975). Segundo CRONQUIST (1977) a pressão de herbívoros e outros agentes bióticos possuem provavelmente um papel importante na origem e diversificação de novas famílias, ordens e sub-classes de angiospermas, isto é, "selecionam" mudanças químicas, às vezes, à nível de grupos químicos, trazendo novas vantagens adaptativas. EHRLICH e RAVEN (1964) propuseram que as substâncias secundárias de plantas são fundamentais à diversificação de angiospermas e insetos.

A maior parte das substâncias secundárias é energeticamente dispendiosa de tal modo que existe uma alocação de recursos para sua produção e armazenamento. O investimento da planta nestas substâncias está negativamente correlacionada com o desenvolvimento e reprodução da planta, uma vez que a produção de carbono pela planta é finita (ROCKWOOD 1973, ORIANIS e JANZEN 1974, CATES 1975, CATES e ORIANIS 1975, MOONEY e GULMON (1982).

Quanto ao papel de defesa contra herbívoros, diversas substâncias secundárias possuem um efeito negativo sobre a aptidão de herbívoros (aumento de mortalidade, baixas taxas de desenvolvimento ou fecundidade) ou interferem com as atividades de pastoreio (RHOADES e CATES 1976).

FEENY (1976) e RHOADES e CATES (1976) sugerem que há dois tipos de defesa química que são denominadas "qualitativa" e "quantitativa" por FEENY ou "tóxica" e "reduzora de digestão" por RHOADES e CATES. A defesa do tipo qualitativa ou tóxica consiste na produção de substâncias tóxicas ativas em baixas concentrações; e a quantitativa ou reduzora de digestão, é produzida em altas concentrações. A estimativa do custo metabólico real de substâncias secundárias é muito difícil, uma vez que elas exibem uma dinâmica complexa dentro da planta (LEVIN 1976).

Em função do alto custo envolvido na manutenção, verifica-se uma produção diferencial desses tipos químicos em função das pressões seletivas do ambiente. Parece existir uma relação entre a susceptibilidade das plantas serem encontradas por herbívoros e defesa química, como se segue:

a) A proporção de recursos metabólicos alocados para defesa química tende a ser maior em espécies de plantas que são caracteristicamente "evidentes" ou previsíveis, isto é, que podem ser facilmente encontradas pelos seus herbívoros, do que espécies "não evidentes" ou imprevisíveis;

b) Plantas "não evidentes" ou imprevisíveis contêm defesas qualitativas, geralmente de alta toxidez, mas em pequenas concentrações. Estas defesas porém, são susceptíveis a contra-adaptações, podendo ter praticamente nenhum efeito inibitório sobre herbívoros especializados. Plantas "evidentes" ou previsíveis são caracterizadas por altas concentrações de compostos redutores de digestão, não sendo susceptíveis a contra-adaptações, uma vez que esses compostos fun-

cionam por serem resistentes à degradação bioquímica;

c) Defesas químicas variam entre diferentes partes da planta (folhas, raízes, etc.); através do tempo de uma geração, como função da variação da aparência ou previsibilidade para diferentes herbívoros e como função da variação da importância para a aptidão da planta;

d) Dentro de um bioma, a diversidade interespecífica de compostos defensivos é menor em comunidades caracterizadas por plantas aparentes, do que as caracterizadas por espécies não aparentes (FEENY 1976 e RHOADES e CATES 1976).

Por exemplo, ervas dos primeiros estágios sucessionais são selecionadas para desenvolvimento rápido, sucesso em competição com outras plantas por nutrientes, água e luz, mecanismos de dispersão e colonização de novas áreas. A seleção deve favorecer ainda a produção de defesas qualitativas, em pequenas quantidades, uma vez que a planta pode escapar de seus herbívoros no tempo e no espaço (CATES e ORIANI 1975, FEENY 1976; RHOADES e CATES 1976). É indicado também que altos níveis de toxinas em plantas efêmeras exercem pouco efeito repulsivo ou até mesmo atrativo sobre especialistas adaptados à planta (RHOADES e CATES 1976). Portanto, altos níveis de toxinas, além de requererem um alto gasto de energia, nem aumentariam a proteção contra seus especialistas, nem contra especialistas em outras plantas hospedeiras. Se essas substâncias tóxicas possuírem além da função defensiva contra herbívoros, funções alelopáticas, como é observado em crucíferas (FEENY 1977), seu benefício seria

aumentado (FEENY 1976).

Por outro lado, espécies perenes especialmente aquelas de maior porte são caracteristicamente aparentes ou previsíveis, não possuindo escape no tempo e no espaço; seria esperado portanto uma produção de substâncias redutoras de digestão a altas concentrações (FEENY 1976, RHOADES e CATES 1976), como parece ser o caso de carvalhos (FEENY 1970).

COLEY (1983) acusa a presença de taninos (substância quantitativa) em folhas jovens (não aparentes) de espécies de uma floresta tropical úmida do Panamá. Embora isso seja pouco comum, essa autora propõe que o fenômeno seja revisto e melhor estudado em plantas na região tropical.

JANZEN (1973a) sugere também que em espécies de plantas relacionadas ocorra diferenças entre compostos secundários em áreas de sobreposição de habitat e em regiões onde elas não ocorrem, utilizem a mesma defesa química.

Frequentemente existe uma correlação entre ambiente e variação na composição química de plantas, sendo esta consistente com a hipótese de seleção por herbivoria. Variações sazonais existem em plantas de regiões temperadas, como os taninos de *Quercus robur* L. (carvalho) (FEENY 1970) e os terpenos de *Juniperus pinchotti* Sudw. (ADAMS 1970) e *Picea glauca* Beissn. (RUDLOFF 1972, 1975). Além disso há variação geográfica na composição química da árvore tropical *Hymenaea courbaril* L. (MARTIN *et al.* 1974 e STUBBLEBINE *et al.* 1975), e em árvores temperadas tais como *Pseudotsuga menziesii* (Poir) (RUDLOFF 1973 e ZAVARIN e SNAJBERK 1973), *Satureja douglasii* Briq. (LINCOLN e LANGENHEIM 1976 e RHOADES *et al.* 1976) *Pinus* spp (MIROV *et al.* 1966 a,b), *Pinus jeffreyi* A.Murr. (SMITH 1967), e *Picea rubens* Sargent. (WIL-

KINSON e HANOVER 1972), todas contendo terpenos.

DRIVER *et al.*, (1977) mostram uma variação sazonal na palatabilidade de *Pteridium aquilinum* em função das mudanças dos compostos químicos.

Variações na composição química não só ocorrem sazonal e geograficamente, mas também dentro de populações como foi observado para os gêneros *Hymenaea* (L.) por STUBBLEBINE *et al.* (1975), LANGENHEIM *et al.* (1977), STUBBLEBINE e LANGENHEIM (1980), LANGENHEIM e STUBBLEBINE (1983); e dos pinheiros por SMITH (1964, 1965, 1966, 1967). Essa variação pode ocorrer ainda durante o desenvolvimento da planta, como foi observado em *Mentha piperita* L. (BURBOTT e LOOMIS 1967, 1969), em *Hymenaea* L. (CRANKSHAW e LANGENHEIM 1981), em *Satureja douglasii* Briq. (RHOADES *et al.* 1976), em *Pogostemon cablin* Benth. (HENDERSON *et al.* 1970); em *Hedeoma drummondii* Benth. (FIRMANGE e IRVING 1979), e em *Pinus monticola* Lamb. (HANOVER 1966).

Outros estudos demonstram que fatores como luz, temperatura e umidade não possuem um efeito direto na composição química das plantas, mas apenas indireto, uma vez que as pressões dos herbívoros variam em função das características ambientais. Quanto mais favorável for o ambiente físico para os herbívoros, mais frequentemente as defesas químicas terão de ser modificadas para que elas possam permanecer na comunidade (STUBBLEBINE *et al.* 1975, GERSHENZON *et al.* 1978, LINCOLN e LANGENHEIM 1978, 1979; RICE *et al.* 1978, LANGENHEIM *et al.* 1979 e GARTLAN *et al.* 1980).

MURRAY e LINCOLN (1970), LINCOLN *et al.* (1971) e MURRAY e HEFENDEHL (1973) têm demonstrado variação genética na composição dos monoterpenos em *Mentha aquatica* L. e *M. citrata* Ehrh. e GRANGER e PASSET (1973) variação para *Thymus*

vulgaris L.

Diversos estudos demonstram que polimorfismo genético em substâncias secundárias pode ser gerado e mantido por seleção através de herbivoria (JONES 1962, LANGENHEIM *et al.* 1977; RICE *et al.* 1978, STUBBLEBINE e LANGENHEIM 1980; DIRZO e HARPER 1982a,b).

2. ESCOLHA DAS PLANTAS HOSPEDEIRAS POR HERBÍVOROS

No processo de escolha da planta hospedeira, fatores como odor, paladar, estímulos visuais (cor, forma, presença ou ausência de pêlos), rigidez do tecido, etc., determinam a preferência de animais fitófagos (BRUES 1920,1924, DETHIER 1941,1952, FRAENKEL 1959, THORSTEINSON 1960, EHRLICH e RAVEN 1964, BECK 1965, RAUSHER 1978).

Em relação à pubescência, suas funções são diversas, e tem sido amplamente discutidas por JOHNSON (1975). Quanto ao aspecto de defesa da planta, especialmente em relação aos insetos fitófagos, existe uma correlação negativa entre densidade de tricomas e oviposição de adultos, alimentação e nutrição de larvas de insetos. São diversos os papéis na defesa contra os insetos como: captura de adultos ou larvas (barreira física); exsudação de substâncias químicas como fenóis, terpenos, alcalóides ou outras substâncias que são repelentes gustativos ou olfativos (barreira química); e "aviso" da presença de substâncias químicas nocivas (barreira físico-química) (LEVIN 1973,1976).

Diversas plantas apresentam pêlos glandulares que secretam substâncias químicas. *Pogostemon cablin* (patchouli)

contêm sesquiterpenos concentrados no ápice caulinar (HENDERSON *et al.* 1970) e *Nicotiana secreta* alcalóides que são letais para os afídeos (THURSTON *et al.* 1966). Em variedades cultivadas glabras, de leguminosas a presença de pragas é normalmente maior do que em pubescentes (POOS 1929, POOS e SMITH 1931). Variedades de feijão com tricomas apendiculares capturam ninfas e adultos de uma espécie de cigarra, sendo a frequência de captura e mortalidade correlacionada com a densidade de seus tricomas (PILLEMER e TINGEY 1976).

Por outro lado, segundo THORSTEINSON (1960) e BECK (1965) para que haja alimentação, a gustação é precedida de um estímulo táctil.

Outros experimentos realizados por GOUYON *et al.* (1983) com *Thymus vulgaris*, que apresenta uma variação na composição de indivíduo para indivíduo, demonstraram que alguns tipos químicos são mais preferidos por herbívoros do que outros. É interessante que alguns tipos químicos são reconhecidos sem haver necessidade de "saboreá-los" previamente, o que não acontece com outros.

Os lepidopteros são considerados extremamente precisos na escolha de sua dieta alimentar (BRUES 1920). Segundo BENSON *et al.* (1975) espécies de *Heliconius* possuem boa memória de localização, e conseguem visitar flores e plantas hospedeiras. A presença de formigas em plantas hospedeiras faz com que os heliconíneos rejeitem os ramos ocupados por estes predadores (JANZEN 1972, BENSON 1978).

3. POLÍFAGOS E MONÓFAGOS

CATES (1981) considera insetos monófagos aqueles que

se alimentam de uma ou mais espécies de plantas dentro de um mesmo gênero, oligófagos como restritos a dois ou mais gêneros dentro de uma família ou famílias relacionadas quimicamente e polífagos como os que se alimentam de duas ou mais famílias não relacionadas. Por outro lado, FEENY (1976) emprega os termos especialista para aqueles que se alimentam de espécies de plantas dentro de uma família ou grupos de famílias relacionadas quimicamente e generalista para aqueles que se alimentam de diferentes famílias quimicamente não relacionadas.

FRAENKEL (1959) nota que o requerimento alimentar, quanto ao aspecto nutritivo, é muito semelhante entre os insetos, sendo que a tendência em se especializar em diferentes plantas hospedeiras é em grande parte determinada pela grande variedade de compostos secundários. Os insetos desenvolvem resistência contra as substâncias que ocorrem nos alimentos e muitas vezes passam a requerer essas substâncias como estimulantes para induzir alimentação (BRUES 1920, 1924, DETHIER 1941, 1952; FRAENKEL 1959; THORSTEINSON 1960; EHRLICH e RAVEN 1964; BECK 1965).

Está claro que as pressões de seleção natural tendem a aumentar a eficiência alimentar. Quanto menor o tempo que o herbívoro gastar para localizar a sua planta hospedeira e maior o seu aproveitamento, maior será a sua aptidão (KREBS 1978).

Sabe-se que herbívoros especialistas em recursos efêmeros ou não aparentes frequentemente gastam muito tempo e energia na procura de sua planta hospedeira, e em decorrência disto pode haver uma taxa alta de mortalidade durante a procura. Já para um herbívoro generalista a previsibilidade

de um dado recurso não tem maiores conseqüências, uma vez que ele pode utilizar outros recursos. Nesse caso, em uma dada área, onde as plantas são imprevisíveis ou não aparentes, é de se esperar um número maior de herbívoros generalistas. Por outro lado, áreas com plantas previsíveis ou aparentes, espera-se encontrar um número maior de herbívoros especialistas.

No caso de plantas não aparentes existe uma tendência à diversificação química, uma vez que a defesa de uma planta é afetada pela outra planta na mesma área. Já nas plantas aparentes, uma vez que cada planta está sendo forrageada por seu especialista, isso leva a uma convergência química. Agora, se por um lado plantas efêmeras tendem a uma divergência química contra generalistas, isto leva a uma especialização por parte dos herbívoros. Do mesmo modo, a convergência química em plantas previsíveis tendem a uma seleção de herbívoros generalistas. Isso promove, como resposta a essa generalização e especialização dos herbívoros, uma nova contra-adaptação por parte das plantas (CATES e ORIANS 1975, FEENY 1976, RHOADES e CATES 1976, CATES e RHOADES 1977).

CATES (1980) observou uma proporção maior de polífa-gos se alimentando de anuais e herbáceas perenes (não aparentes) e uma maior proporção de monófagos se alimentando de arbustivas perenes (aparentes), enquanto que FUTUYMA (1976) encontrou um número maior de herbívoros especialistas se alimentando em plantas herbáceas do que em plantas arbustivas.

4. SISTEMAS DE DESINTOXICAÇÃO

Segundo SMITH (1962) e LEVIN (1976), as diferenças na toxidez de um dado composto secundário para diferentes organismos são devidos a diferenças nas maneiras pela qual estes absorvem, metabolizam ou desintoxicam, distribuem ou excretam essas substâncias.

Os compostos secundários lipofílicos tendem a se acumular nos tecidos e com o tempo, eles atingem uma alta concentração que pode interferir no processo bioquímico da célula. Como consequência, os compostos lipofílicos são potencialmente tóxicos em doses pequenas.

Em alguns casos, a toxidez de uma substância secundária é maior em larvas do primeiro estágio do que nos últimos em função da quantidade relativa ingerida pelas fases mais jovens ser maior. A toxidez está relacionada também ao teor nutritivo, sendo que as dietas mais nutritivas reduzem os efeitos negativos. As larvas frequentemente suportam mais as substâncias tóxicas do que a fase adulta, uma vez que o sistema nervoso dos últimos é mais complexo e não tolera stress bioquímico (GORDON 1961).

Alguns insetos desenvolveram o sistema de oxidase de função mista (MFO) que possui três características:

- a) utilizam vários substratos;
- b) resultam em produtos polares excretáveis;
- c) se ajustam rapidamente pelo processo de indução

(BRATTESTEN 1979).

Esse sistema é melhor desenvolvido em espécies polífas do que em oligófagas e monófagas e envolve um alto custo (KRIEGER e FEENY 1971, WHITTAKER e FEENY 1971). Espé-

cies monófagas gastam seus nutrientes e energia para desintoxicar um ou poucos compostos tóxicos, utilizando para isso enzimas altamente específicas e eficientes, enquanto que os polífagos se preparam para encontrar uma variedade deles e, nesse caso, MFO é mais adequado.

O fato de enzimas de desintoxicação se originarem a partir de enzimas de desenvolvimento parece estar correlacionada com o fato de muitas substâncias secundárias de plantas agirem como inibidoras de desenvolvimento. A seleção natural age ainda sob a não especificidade das enzimas, sendo que a dieta polífaga preserva a variedade de alelos dentro da população de insetos (GORDON, 1961).

Da mesma forma que os compostos orgânicos podem ser convertidos em compostos inócuos, podem também ser aumentada a sua toxidez, isto é, ao invés de haver desintoxicação, pode haver transformação para uma substância mais tóxica do que a ingerida inicialmente (SMITH 1962).

5. COEVOLUÇÃO ENTRE PLANTA-INSETO

JANZEN (1980) define coevolução, como uma mudança evolutiva na característica de indivíduos de uma população em resposta a uma segunda população, seguida por uma resposta evolutiva da segunda população devido a mudança na primeira. JANZEN chama atenção para situações de um simples processo evolutivo que muitas vezes é confundido com coevolução.

Um exemplo muito interessante de coevolução entre planta e inseto foi descrito por BERENBAUM (1983). A substância fenólica, ácido p-coumárico, é um intermediário importante na biosíntese da lignina, e em muitas famílias de angiospermas é um precursor das hidroxycoumarinas, que são tóxicas para fungos, bactérias e plantas (HESS 1975). O modelo de BERENBAUM é descrito a seguir:

- a) grupos de insetos desenvolvem mecanismos de resistência para hidroxycoumarinas, se especializando nessas plantas;
- b) em resposta à essa herbivoria, plantas de 36 famílias desenvolveram uma enzima que leva à formação de furanocoumarinas lineares, ficando livre do ataque de especialistas em hidroxycoumarinas;
- c) alguns insetos que encontram essas plantas que desenvolveram furanocoumarinas lineares, desenvolvem mecanismos de tolerância, e os que não desenvolvem, ou reduzem a sua alimentação nessas plantas, ou morrem;
- d) como um novo resultado à essa especialização dos insetos, algumas plantas produzem furanocoumarinas angulares que possuem um efeito mais tóxico do que as lineares;
- e) novamente algumas espécies de insetos se especializam nessas plantas e outras evitam ou se extinguem.

6. PREFERÊNCIA DE TECIDOS PELOS HERBÍVOROS

É comum plantas possuírem maiores concentrações de toxinas em tecidos jovens, porque estes tecidos são de modo geral mais delicados e facilmente danificados e herbivoria nesses tecidos tem um impacto maior na aptidão da planta do que em folhas velhas. O crescimento de gemas apicais é especialmente importante para a aptidão de plantas, e folhas

jovens, além de ter maior eficiência fotossintética do que as velhas, podem ser comidas mais facilmente por fitófagos (GERHENZON *et al.* 1978). A preferência dos herbívoros por tecidos jovens está relacionada com seu valor nutritivo e ausência de fibras. Insetos que se alimentam de Umbelliferae preferem as folhas velhas que são menos odoríferas do que as mais jovens. Insetos que se alimentam de *Papaver*, ricas em alcalóides, podem preferir as folhas jovens que contêm menores quantidades destas substâncias (DETHIER 1954 *apud* EHRLICH e RAVEN 1964).

Em geral os herbívoros monófagos e oligófagos preferem folhas jovens que são mais fáceis para digerir e contêm maior quantidade de nutrientes e de água. Estão também adaptados às defesas qualitativas e estas tem pouco ou nenhum efeito contra esses herbívoros. Por outro lado, os polí-fagos são mais vulneráveis a defesas qualitativas e, por isso, apresentam uma preferência por folhas adultas que, apesar de serem difíceis para digerir, apresentam menores concentrações de toxinas (FREELAND e JANZEN 1974; RHOADES e CATES 1976; CATES e RHOADES 1977, CATES 1980, 1981). CATES (1980) verificou também que são poucas as exceções de larvas polífagas que preferem folhas jovens de hospedeiras anuais e herbáceas perenes.

COLEY (1980) observou para floresta tropical úmida que folhas maduras de plantas persistentes (arbustivas e arbóreas) foram menos atacadas do que as jovens, sugerindo que substâncias redutoras de digestão sejam importantes. Além disso, esta mesma autora (1983) atribui um papel protetor forte para as fibras atuando como defesas quantitativas. A relação rigidez/herbivoria parece estar bem correlacionada na

floresta estudada.

7. DENSIDADE DE HERBÍVOROS POR PLANTA E CORRELAÇÃO COM O SEU HABITAT

JANZEN (1968) compara a interação planta-inseto com a teoria de biogeografia de ilhas de MACARTHUR e WILSON (1967) sendo a espécie ou espécies de plantas relacionadas quimicamente uma ilha num tempo evolutivo para a espécie de inseto fitófago.

A planta individual também pode ser analisada como uma ilha no espaço e no tempo para insetos individuais que se alimentam dela. Como nas ilhas, a taxa de imigração no tempo evolutivo de espécies de insetos para espécies de plantas hospedeiras se dá em função de sua biomassa, distância de outras espécies, semelhanças taxonômicas e fisiológicas com plantas adjacentes, tamanho da fauna de inseto para outras espécies de plantas, e outros fatores. Portanto, o número de espécies de herbívoros por planta mais cedo ou mais tarde atinge um ponto de equilíbrio. Esse equilíbrio também ocorre em condições de culturas, quando espécies endêmicas de um país são transferidas para outros (KLINKOWSKI 1970). PIMENTEL (1961) também observou que a distribuição espacial e temporal de plantas regula a população de insetos.

Da mesma forma que em ilhas, as diferentes espécies de insetos de uma planta podem competir pelos recursos. Isso pode reduzir a aptidão da planta, uma vez que ela irá produzir uma menor quantidade de sementes em função dos danos causados pelos fitófagos. Por isso, em condições naturais, a

densidade de herbívoros pode estar em equilíbrio com a capacidade suporte da planta (JANZEN 1973-b).

Plantas amplamente distribuídas suportam um número maior de insetos do que as raras, uma vez que são mais fáceis de serem encontradas e colonizadas. Geralmente, árvores suportam uma fauna maior de herbívoros do que arbustos, ervas perenes, anuais e monocotiledôneas (nessa ordem), uma vez que quanto mais complexa é uma planta, maior a diversificação de nichos (LAWTON e SCHRODER 1977, LAWTON 1978; STRONG 1979, STRONG e LEVIN 1979). Existe também uma forte correlação entre riqueza de herbívoros e idade da planta, isto é, quanto mais adulta, maior sua densidade de herbívoros, uma vez que se tornou mais aparente ao longo do seu desenvolvimento (EDMUNDS e ALSTAD 1978).

LAWTON e STRONG (1981) projeta essas relações em termos mais amplos, sendo que grandes áreas suportam mais espécies do que pequenas áreas; habitats complexos suportam mais espécies do que simples; e habitats persistentes suportam mais espécies do que efêmeros.

SOUTHWOOD *et al.* (1974) e SOUTHWOOD e COMINS (1976) propõem um modelo o qual incorpora o desenvolvimento de populações, sua densidade e estabilidade do habitat em relação a seus inimigos.

8. A ESPÉCIE *Hyptis suaveolens* (L.) Poit.

Nesse trabalho, a planta *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. (Labiatae) foi analisada qualitativamente e quantitativamente para terpenos, usando populações de diferentes locais e

sob condições diferentes de luz, com o objetivo de avaliar a importância da variação química e o papel ecológico desses terpenos. Também foi acompanhado o crescimento e desenvolvimento das plantas nas populações a fim de verificar em que fase do ciclo de vida as populações são mais aparentes para seus herbívoros.

H. suaveolens possui um caule quadrangular com folhas simples, cordiformes, irregularmente dentada nos bordos, longopeciolas, verdes e membranáceas. Sua inflorescência é do tipo capítulo multifloros, axilares e terminais, sendo suas flores pequenas e quase sésseis. Seu fruto é do tipo núcula. É uma planta anual, reproduz-se por sementes e seu ciclo é de 100 a 120 dias aproximadamente. Floresce nos meses de dezembro a fevereiro e frutifica nos meses de março a maio. É uma espécie invasora de ambientes perturbados, muito frequente em pastagens, beiras de estrada, terrenos baldios e culturas anuais e perenes. Sua ocorrência é comum em todo o Estado de São Paulo e apresenta preferência por solos férteis, embora apareça em outros solos que não sejam muito úmidos (LEITÃO FILHO *et al.* 1972). Seu tamanho é bastante variado, podendo atingir até três metros (EPLING 1949).

Distribui-se nos trópicos, em ambos hemisférios. Tem sido coletada abundantemente nas Índias Orientais, desde Hong-Kong e Formosa até oeste de Bengala e Madras. Na África tem sido encontrada em Senegal, Guiana Francesa, Serra Leoa, Libéria e Nigéria (EPLING 1949).

Possui pêlos glandulares, onde provavelmente se concentram os terpenos.

Essa espécie foi analisada quimicamente por NAYAK e GUHA (1952), GILDEMEISTER e HOFFMAN (1961), FLORES e MEDINA

(1970), MANCHAND *et al.* (1974), CRAVEIRO *et al.* (1981), GOTTLIEB *et al.* (1981), MISRA *et al.* (1981), UPADHYAY *et al.* (1982), LUZ *et al.* (1984), e possui principalmente monoterpenos, além de sesquiterpenos e diterpenos. Segundo GILDEMEISTER e HOFFMAN (1961) existe uma variação na composição de acordo com a região de desenvolvimento dessa planta. MISRA *et al.* (1981) identificou três triterpenos de suas raízes que suspeitava-se terem efeitos contra o fungo patogênico *Helminthosporium oryzae*, porém não demonstraram efeitos antifúngais. MANCHAND *et al.* (1974) isolaram dois diterpenos novos das folhas e caules de *H. suaveolens*: o ácido suaveólico e o suaveolol. UPADHYAY *et al.* (1982) isolou e identificou também diversos triterpenos.

A planta tem utilidade como aromática, antiespasmódica, sudorífica, bêmica, carminativa, eupéptica, febrífuga, tônica e estomáquica, e é útil no tratamento da gôta. É empregada na forma de infusão e decocto das folhas e flores (LORENZI 1982).

9. HERBÍVOROS PRESENTES EM *Hyptis suaveolens*

Foram encontrados diversos herbívoros nas populações de estudo, sendo feito um levantamento bibliográfico, a fim de se verificar o hábito alimentar dos mesmos e sua biologia. A respeito das espécies *Pyrausta insignatalis* Guenée (Lep.-Piralidae-Pyraustinae) e *Neogene dynaeus* não foi encontrada nenhuma referência na literatura.

Segue-se a descrição de cada uma delas:

9.1 - *Heliothis virescens* (Fabr., 1781) (Lep.- Noctuidae-
Heliothinae)

É considerada praga da maçã do algodoeiro (Malvaceae) (SILVA *et al.* 1968 e GALLO *et al.* 1978) como também ocorre em aboboreira (Cucurbitaceae), pepino (Cucurbitaceae), frutos de beringela (Solanaceae), fumo-comum (Solanaceae), pimentão (Solanaceae), frutos de tomateiro (Solanaceae), cana-de-açúcar (Graminae), botões florais e espiga de milho (Graminae), trigo (Graminae), ervilha (Leguminosae), guandeiro (Leguminosae), e feijão (Leguminosae) (SILVA *et al.* 1968). Observa-se que, *H. virescens* utiliza diversas famílias como hospedeira, tratando-se portanto de uma espécie generalista (FEENY 1976) ou polífaga (CATES 1981).

Segundo GALLO *et al.* (1978), em algodoeiro, os ovos são depositados nos ponteiros das plantas, nas brácteas dos botões, ou nas folhas laterais, mas sempre em folhas novas, num total aproximado de 600 ovos por fêmea. As lagartas recém-nascidas alimentam-se de tecidos jovens, folhas ou botões florais. Terminada a fase larval, transformam-se em pupa no solo, originando os adultos.

É parasitada por *Campoletis* sp, *C. grioti* (BLANCHARD, 1946) (Hym. Ichneumonidae); *Myiosturmia mixta* Towns., 1927 (Dipt. Tachinidae) (SILVA *et al.* 1968).

Esta praga é considerada um problema sério na região noroeste de São Paulo e nas novas áreas de algodão de Goiás (GALLO *et al.* 1978) e se distribui ainda nos Estados de Minas Gerais, Pará, Pernambuco, Rio de Janeiro e Rio Grande do Sul segundo COSTA LIMA *apud* SILVA *et al.* 1968.

Compostos terpênicos localizados em estruturas glan

dulares subepidérmicas de folhas jovens e botões florais de *Gossypium hirsutum* L. (algodão) reduzem a taxa de desenvolvimento de *H. virescens* e *H. zea*.

O hemigossypolone é predominante nas glândulas de folhas jovens, enquanto o mirceno é o mais concentrado nos botões florais (STIPANOVIC *et al.* 1977). Em contraposição, CHAN *et al.* (1978) atribuiu aos taninos condensados presente nos botões florais como os responsáveis pelo maior efeito sobre *H. virescens*.

9.2 - *Pseudoplusia includens* (Walker) (*P.óó* (Cramer)) (Lep.-Noctuidae)

É conhecida vulgarmente como lagarta-mede-palmo, tendo sido identificada por GALLO *et al.* (1978) como a praga de soja (Leguminosae) predominante em São Paulo e por SILVA *et al.* (1968) ocorrendo em acelga (Chenopodiaceae), beterraba (Chenopodiaceae), espinafre (Chenopodiaceae), alface (Compositae), algodoeiro (Malvaceae), batatinha (Solanaceae), *Nicotiana sp*, *N. affinis* e *N. sanderae* (Solanaceae), tomateiro (Solanaceae), partes verdes da couve (Cruciferae), partes verdes do repolho (Cruciferae), erva cidreira (Graminae), erva-de-São João (Bignoniaceae), ervilha (Leguminosae), feijoeiro-caatinga-de-bode (Leguminosae), feijoeiro comum (Leguminosae), feijoeiro-de-boi (Leguminosae), partes verdes do linho (Linaceae), manjeriçã (Labiatae), *Salvia hispanica* (Labiatae), salsa (Umbelliferae) e urtiga-branca-do-agreste (Euphorbiaceae).

Trata-se também de uma lagarta que utiliza diversas

famílias como hospedeiras, isto é, generalista ou polífaga (FEENY, 1976; CATES, 1981).

Os adultos possuem 3.5 cm de envergadura com as asas anteriores de coloração escura, com pequeno desenho prateado semelhante a *Rachiplusia nu* (GUENÉE 1852) (Lep.-Noctuidae) e com a asa posterior também de coloração marrom. Esta espécie se distingue da lagarta da soja *Anticarsia gemmatalis* Hueb. 1818 (Lep.-Noctuidae) por apresentarem apenas três pares de apêndices abdominais, o que obriga seu deslocamento semelhante as lagartas "mede-palmo" ou "medideira". Essas lagartas atacam as folhas raspando-as enquanto são pequenas e à medida que crescem ficam vorazes e destroem completamente as folhas, podendo danificar até as hastes finais. Consomem cerca de 120 cm² de folha para completar o seu desenvolvimento, ocorrendo em populações menores (GALLO *et al.* 1978).

Distribui-se também nos Estados de Alagoas, Rio de Janeiro, Paraíba e Rio Grande do Sul. É parasitado por *Copidosoma sp.*, *C. truncatellum* (DALMAN, 1820) (Hym.-Encyrtidae) *Voria ruralis* (Fall.) e *Winthemia sp* (Dipt. - Tachiniidae) (SILVA *et al.* 1968).

9.3 - *Hedylepta indicata* (Fabr., 1794) (Lep.-Pyralidae)

É praga de cultura de feijão e soja (Leguminosae) (GALLO *et al.* 1978) e também ocorre em folhas de *Calopogonium mucunoides* (Leguminosae), *Dolichos sp* (Leguminosae), *Phaseolus spp* (Leguminosae) e em *Vigna sp* (Leguminosae) (SILVA *et al.* 1968).

Pode-se observar que suas hospedeiras, descritas na literatura, estão restritas à família Leguminosae, não havendo referências de sua ocorrência em Labiatae.

Os adultos dessa espécie são de coloração amarelada com três estrias transversais nas asas posteriores. Os machos apresentam um tufo de cerdas de cor preta na base da asa anterior. A fêmea coloca em média 300 ovos. A lagarta é de cor geralmente verde-clara, tendendo a amarela nos primeiros instares e de um verde mais acentuado quando madura. A pupação ocorre nas próprias folhas enroladas pelo inseto. As folhas ficam rendadas uma vez que as lagartas se alimentam do parênquima foliar. As folhas atacadas ficam enroladas ou presas ao limbo ou folha mais próxima, encontrando-se em seu interior as lagartas que ficam protegidas, juntamente com suas fezes (GALLO *et al.* 1978).

Distribui-se nos Estados da Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo (SILVA *et al.* 1968).

9.4 - *Homophoeta* spp (Coleop.-Chrysomelidae-Alticinae)

Foram observadas três espécies desse gênero nas populações de estudo.

9.4.1 - *Homophoeta octoguttata* Fabricius, 1775

Essa espécie é encontrada no Brasil, nos Estados do Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo e Minas Gerais e também no Paraguai (SILVA *et al.* 1968).

Os adultos apresentam em cada élitro, de

coloração preta, quatro manchas amarelo-esbranquiçadas.

BEGOSSI (1984) observou indivíduos dessa espécie consumindo, no campo, folhas de *Peltodon radicans* Pohl. (Labiatae) e *Aegiphila sellowiana* Cham. (Verbenaceae) e também folhas de *Hyptis umbrosa* Salzm. var. *umbrosa* (Labiatae) no recipiente de coleta. Em experimentos de laboratório, realizados por BEGOSSI, consumiram todas as espécies oferecidas da família Labiatae (5 gêneros - 5 espécies) e Verbenaceae (uma espécie) enquanto folhas de outras famílias foram rejeitadas. Essas duas famílias possuem em comum, terpenos na sua composição química.

SILVA *et al.* (1968) cita referências de *H. octoguttata* roendo folhas de algodão (Malvaceae), cacau (Sterculiaceae) e espigas de trigo (Graminae).

9.4.2 - *Homophoeta personata* Illiger, 1807

Esta espécie é conhecida no Brasil (região Sul e Sudeste), Paraguai e Argentina. Apresenta élitros vermelhos, ornados com três grandes manchas esbranquiçadas (BECHYNE 1951 *apud* BEGOSSI 1984).

Segundo BEGOSSI (1984) utilizam as seguintes espécies como hospedeiras: *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. (Labiatae), *Hyptis umbrosa* Salzm. var. *umbrosa* (Labiatae), *Peltodon radicans* Pohl (Labiatae), *Hyptis marruboides* Epl. (Labiatae), *Hyptis umbrosa* var. *mikani* (Benth.) , Smith (Labiatae), *Aegiphila lhotzkyana* Cham. (Verbenaceae). Aceitaram em laboratório plantas de duas espécies de Compositae, outras três de Labiatae, uma de Leguminosae, uma de Verbenaceae, e uma de Violaceae.

9.4.3 - *Homophoeta* cf. *quadrinotata* Fabricius

É uma espécie de distribuição ampla, apresentando pelo menos quatro formas geográficas. *H. quadrinotata quadrinotata* que é a subespécie representada no Brasil, e as outras são *colombiensis*, *costaricensis* e *centraliamericana* (BECHYNÉ 1955 apud BEGOSSI 1984).

Os élitros são vermelhos, ornados com manchas puntiformes ou circulares esbranquiçadas.

Plantas hospedeiras: *Marsypianthes chamaedrys* (Vahl.) Kuntze, *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. e *Hyptis marruboïdes* Epl., todas pertencentes à Labiatae (BEGOSI 1984).

I I - MATERIAL E MÉTODOS

1. DESCRIÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO

O trabalho de campo foi realizado no período de janeiro de 1981 a maio de 1983, utilizando populações de *Hyptis suaveolens* ocorrendo em três áreas situadas na Região de Campinas-SP (Fig.1). A primeira área, chamada UNICAMP, localiza-se no Campus da Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP; a segunda área chamada Santa Genebra, localiza-se na Reserva Florestal de Campinas - Fazenda Santa Genebra - Distrito de Barão Geraldo, Campinas-SP, 4km ao oeste da área 1; e a terceira, chamada Sumaré, no Horto Florestal de Sumaré, município de Sumaré-SP, 20km ao oeste da área 1.

Em cada local, foram delimitadas populações de *H. suaveolens* crescendo em áreas ensolaradas e sombreadas, e uma subárea de cada tipo foi escolhida para estudo.

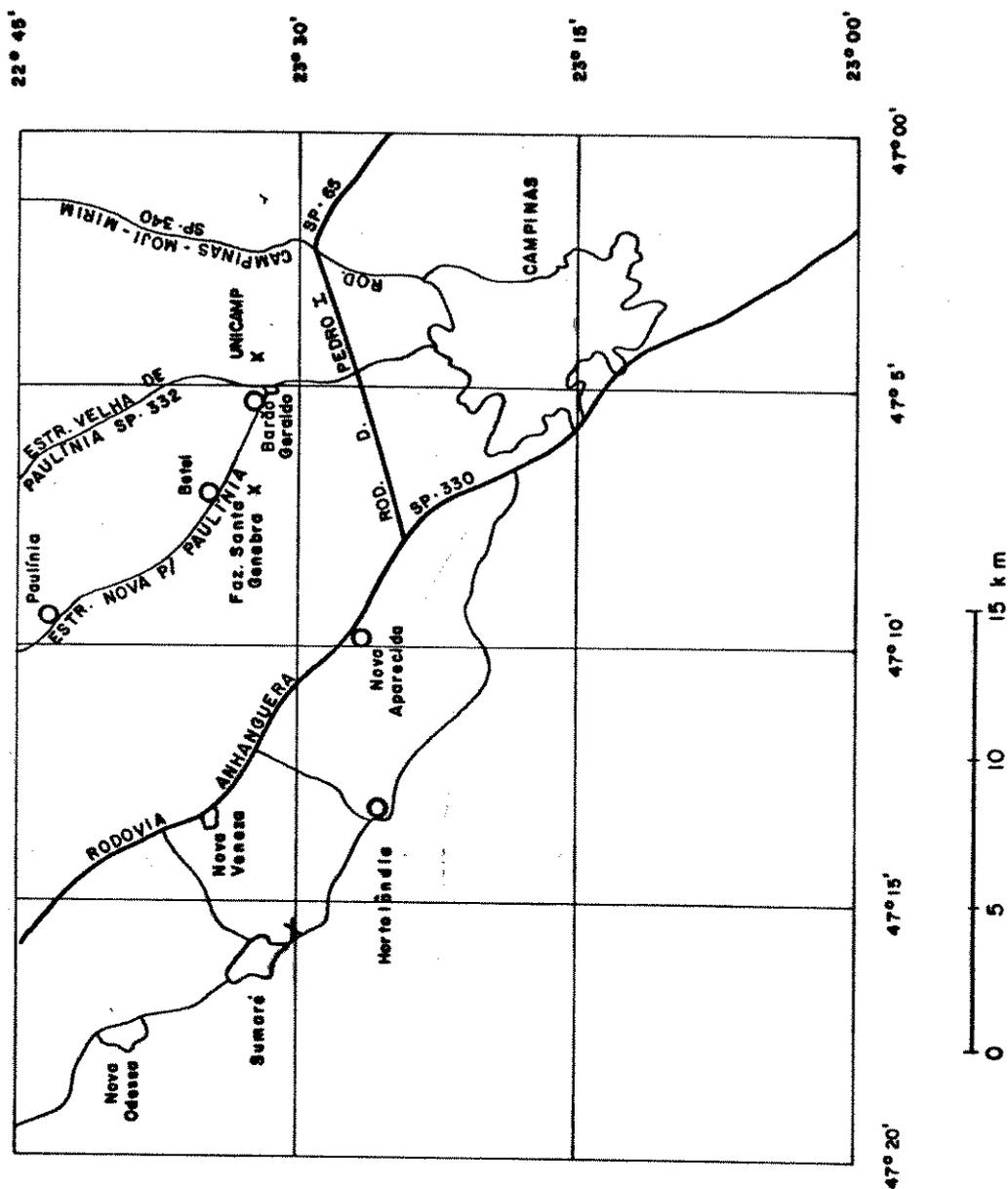


FIGURA 1 - Localização geográfica das áreas de estudo UNICAMP, Sumaré e Santa Genebra, próximas à cidade de Campinas-SP. Cada área de estudo é indicada com um "x".

1.1 - UNICAMP

A área UNICAMP (Fig.2) localizou-se próxima ao barracão do Departamento de Genética Vegetal, ao lado de uma estrada de acesso à área de cultura de milho.

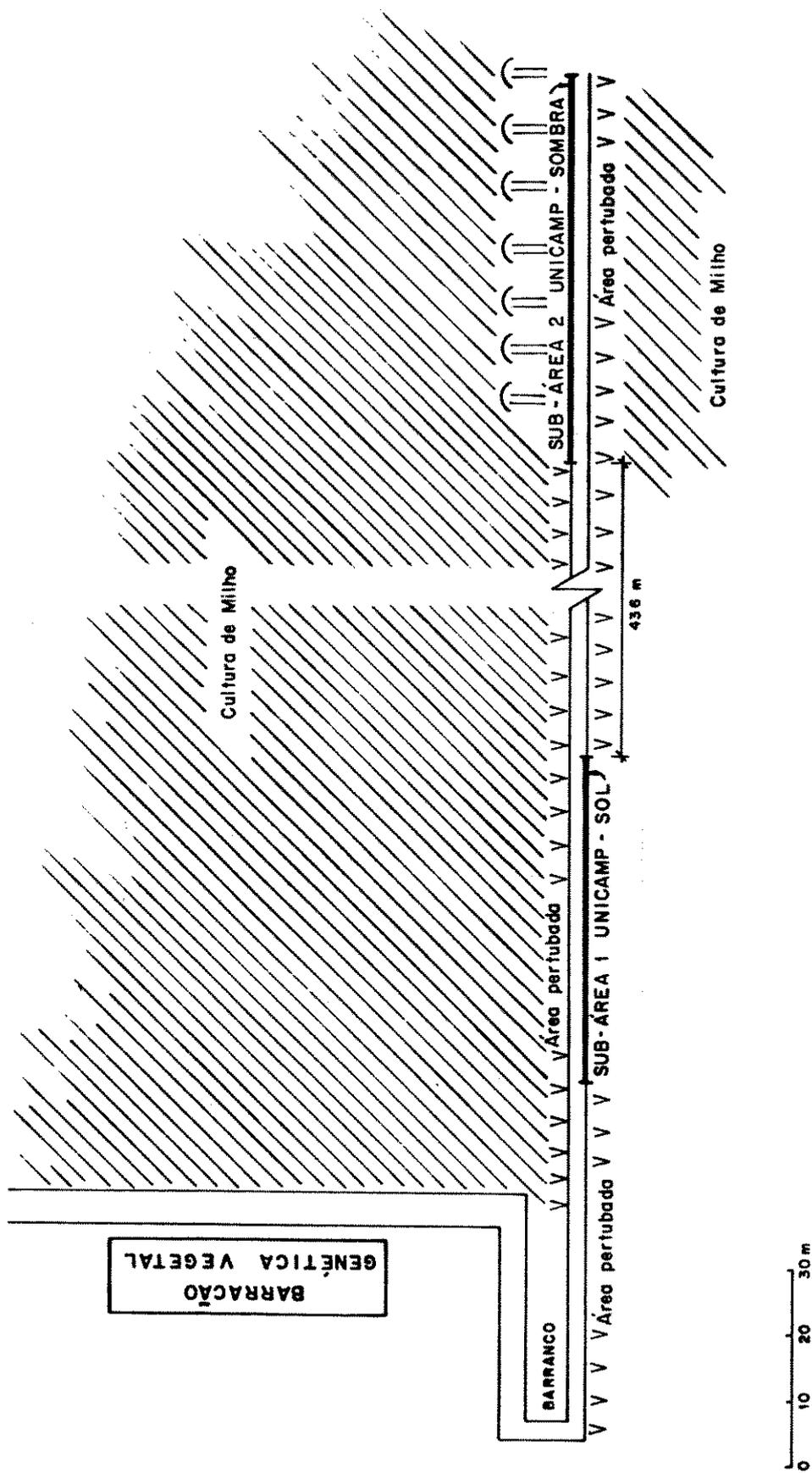


FIGURA 2 - Desenho esquemático da área de estudo UNICAMP.

A subárea ensolarada consistiu de uma faixa de 50m X 1.m, entre a estrada e um capinzal que se estende ao longo de uma cerca, enquanto a subárea sombreada ficou sob *Melia azedarah* (Meliaceae). Em 1981, esta última foi totalmente capinada, tendo sido posteriormente invadida por *Hyptis sua-veolens*. Em 1982, durante a coleta dos dados, foi capinada apenas na borda, sendo que as plântulas de *H. suaveolens* que se instalaram foram cobertas posteriormente pelo capim das proximidades.

1.2 - SANTA GENEBRA

A área de estudo na Fazenda Santa Genebra situou-se na margem leste da Reserva Florestal de Campinas, na altura da estrada de terra que transversa a Reserva (Fig.3). O local ensolarado ficou na plantação de algodão, em frente à Reserva Florestal, enquanto a subárea sombreada foi localizada nas margens do acesso que corta a Reserva sendo parte da população sombreadas pela manhã e a outra ã tarde, mas rece-bendo sol direto durante as horas centrais do dia.

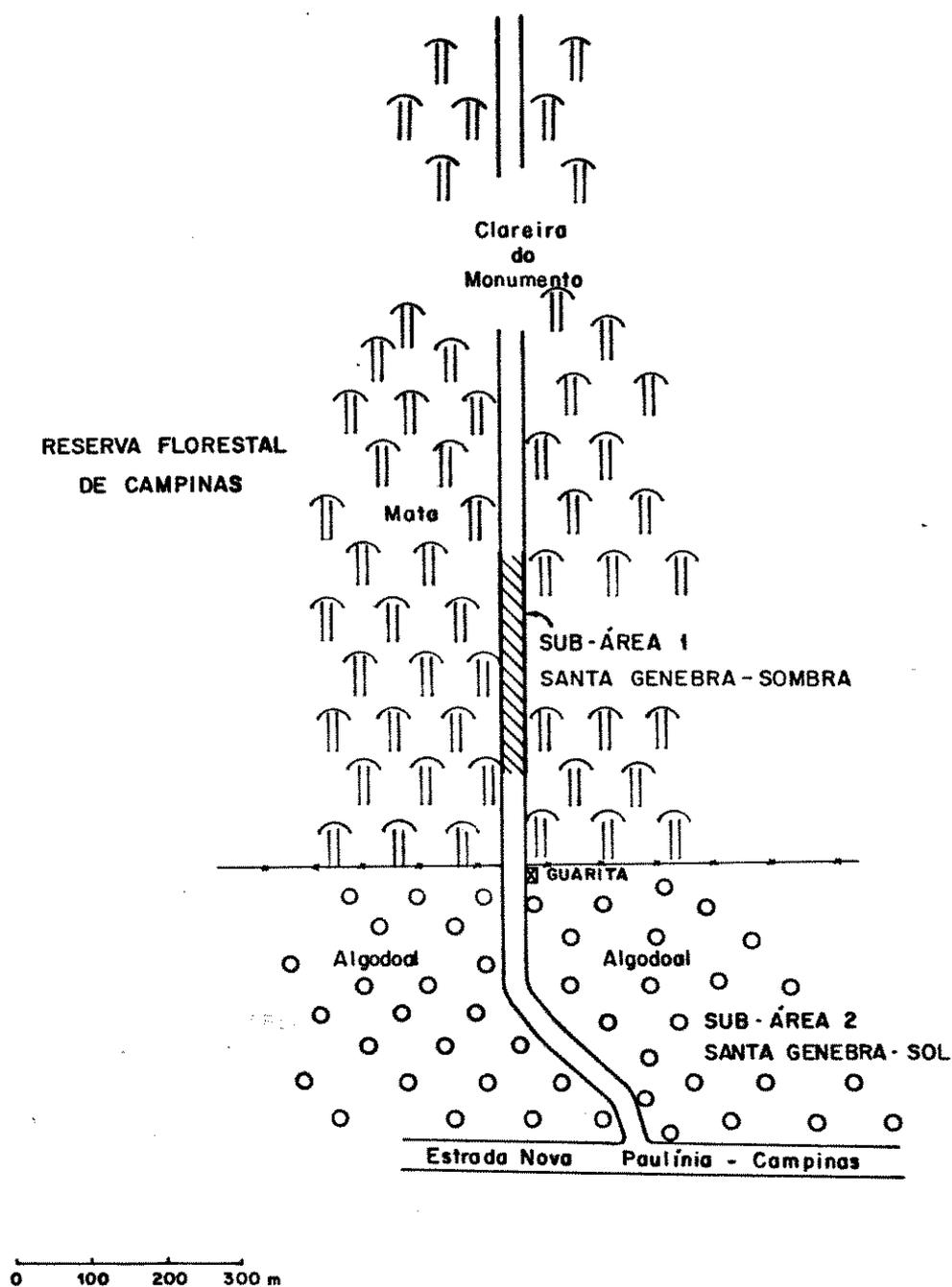


FIGURA 3 - Desenho esquemático da área de estudo Santa Genebra.

1.3 - SUMARÉ

O Horto Florestal é uma área de vegetação secundária onde se encontram áreas plantadas com *Eucalyptus spp* com ou sem vegetação nativa, e também áreas de campo (VASCONCELLOS Neto 1980) (Fig.4).

As duas subáreas, uma ensolarada e a outra sombreada, situadas em um atalho no sub-bosque de eucaliptos, foram localizadas no mesmo caminho dentro das plantações.

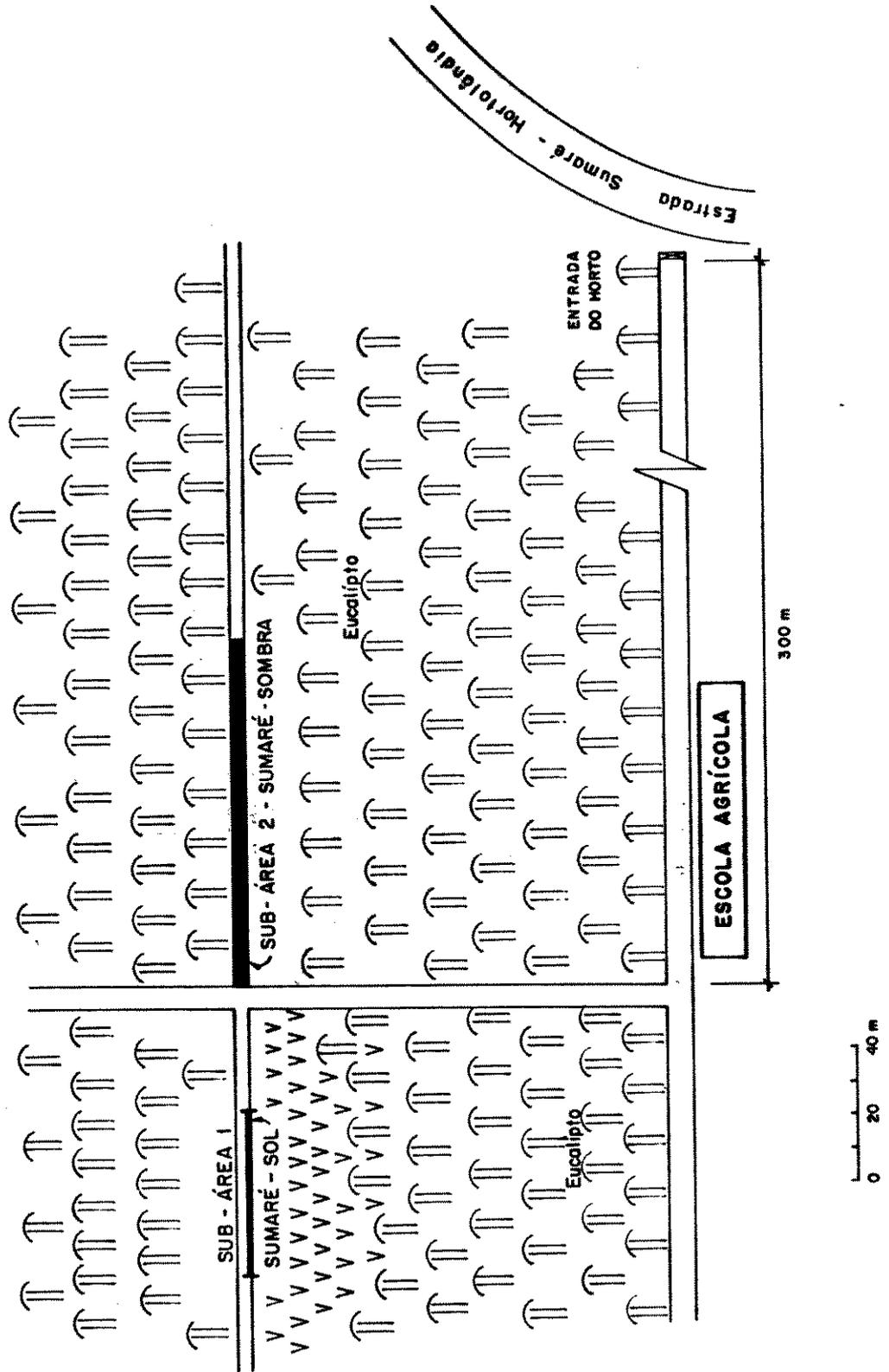


FIGURA 4 - Desenho esquemático da área de estudo Sumaré.

2. ANÁLISES QUALITATIVAS E QUANTITATIVAS DOS TERPENOS

Para a análise dos terpenos foram coletados um total de três gramas de folhas frescas de cada um de 26 a 31 indivíduos em cada uma das subáreas de estudo, sendo utilizadas apenas folhas jovens, anteriores ao período de floração. As amostras foram retiradas de plantas com um número significativo de folhas de tal modo de não comprometer o desenvolvimento normal da planta, uma vez que essas plantas, na maioria das vezes, estavam sendo acompanhadas durante o seu ciclo de vida. Na subárea UNICAMP-Sombra, que se encontra no segundo estágio de sucessão e a maioria das plântulas não conseguiram chegar ao estado adulto devido à invasão de graminhas na área, foram analisadas quimicamente apenas 6 plantas rebrotadas.

Somente foram utilizadas folhas jovens para extração porque geralmente ocorre um decréscimo na produção de terpenos em folhas distantes do ápice, como tem sido demonstrado por GERSHENZON *et al.* (1978) e LINCOLN e LANGENHEIM (1978). Além disso, observa-se um número maior de pêlos glandulares em folhas jovens de *H. suaveolens* do que nas velhas. Tomou-se o cuidado em se fazer a extração antes da floração, porque poderia ocorrer um decréscimo na produção de terpenos em função da alocação de recursos para a floração.

Estas folhas eram transportadas em sacos plásticos para o laboratório em recipiente de isopor de modo a evitar a sua desidratação e conseqüente perda de peso. Em seguida elas foram pesadas em balança analítica e a extração de seus terpenos era feita imediatamente.

A extração foi feita com hexano p.a., após trituração

em graal com sulfato de sódio anidro, e filtrado em papel de filtro com sulfato de sódio anidro. A solução extraída ficou armazenada em freezer, a -20°C , até que a análise fosse feita. Antes da análise porém, a solução foi concentrada em banho-maria, a 68°C , com o auxílio de uma coluna micro vi-greux para se evitar a perda de monoterpenos.

As amostras foram analisadas por cromatografia gasosa (GLC) com uma coluna de alumínio de 8 metros por 1/8 polegada com 1.5% Carbowax em gás Chrom Q 100/120, utilizando-se um cromatógrafo fabricado pela VARIAN de ionização de chama. A temperatura foi programada entre $50 - 120^{\circ}\text{C}$; a temperatura do injetor e detector foi de 160°C e 190°C respectivamente, a sensibilidade do instrumento foi de 10^{-11} amps/mv, atenuação 2, variação de temperatura de $4^{\circ}\text{C}/\text{min}$. e velocidade do papel de 1 cm/min. O gás de arraste utilizado foi nitrogênio, hidrogênio e ar sintético para a chama. A quantidade da amostra injetada foi de 0.5 microlitros com o auxílio de uma seringa de 1 μl fabricado pela PRECISION SAMPLING CORPORATION.

Quando o pico da análise era muito concentrado, a atenuação era alterada para uma sensibilidade menor e, para efeito da quantificação, foi feita uma conversão para atenuação 2.

A quantificação dos compostos foi obtida por meio de uma quantidade conhecida de mentol (1.25 mg), uma vez que essa substância não foi encontrada nas populações estudadas. A fim de se certificar disso, as amostras eram analisadas primeiramente e, em função da ausência do mentol, este era adicionado à mesma. Desse modo, a partir de uma quantidade padrão adicionada à amostra, as concentrações dos outros com

ponentes podem ser determinados comparativamente.

Na verdade, para efeito de quantificação, o método mais adequado seria estimar-se uma constante para cada pico, uma vez que diferentes substâncias produzem respostas diferentes do detector. Entretanto para que isso fosse feito seria necessário conhecer-se todos os componentes e, como não eram conhecidos, utilizamos como padrão apenas o mentol, sendo a quantificação apenas aproximada (McNAIR e BONELLI 1968).

Para poder estimar diretamente a quantidade de uma substância, representada no gráfico pela área (A) em baixo da curva, através da altura (h) da curva e tempo (t), foi estimado a constante (C) que satisfaz a equação $A = C.h.t.$. Sete análises de *H. suaveolens* foram feitas nas condições padronizadas, obtendo-se o tempo de retenção, altura do pico e área estimada. A área foi obtida através do peso do papel de cada pico, com o auxílio de uma balança analítica. Desse modo, com o uso do programa REGRAC (W.H.Stubblebine, não publicado) a constante foi estimada sendo $C = \text{área}/\text{altura} \times \text{tempo}$. Foi obtido também através desse programa uma análise de variância e regressão a fim de se verificar a confiabilidade do método.

Uma vez obtida essa constante, foi usada para determinar as áreas dos picos das análises das populações, empregando a fórmula:

$$A = C \times h \times t \quad \text{onde: } A = \text{área do pico (cm}^2\text{)}$$
$$h = \text{altura do pico (cm)}$$
$$C = \text{constante}$$
$$t = \text{tempo (1 min. = 1 cm)}$$

Com a utilização do programa PERC2 (W.H.Stubblebine não

publicado) foram obtidos diretamente as massas relativas dos picos, a concentração individual de cada pico, e a concentração total de óleo essencial de cada planta amostrada a partir dos dados de tempo de retenção e altura de cada pico para cada população, sendo que a quantidade de mentol (1.25 mg) e a constante (C) são índices fixados no programa.

O padrão mentol formou uma "cauda" à direita complicando a análise. McNAIR e BONELLI (1968) apresentaram diversos fatores que podem causar este fenômeno como:

- a - temperatura do injetor muito alta ou muito baixa;
- b - sujeira no tubo injetor;
- c - temperatura de forno da coluna muito baixa;
- d - técnica de injeção da amostra ruim;
- e - emprego de coluna não adequada, havendo interação entre o material da amostra e o suporte sólido da coluna e/ou fase líquida.

Desses fatores, a causa mais provável foi que a coluna empregada não era apropriada para o mentol, uma vez que as outras possíveis causas foram evitadas. Mas como essa coluna era adequada para resolver as outras substâncias, a complicação pela "cauda" foi resolvida empregando-se um fator de correção.

Para isso, foi determinado o peso do papel de seis picos recortados, o qual se denominou "S", e também o peso dos picos sem a "cauda", denominado de "A". Através da média do coeficiente obtido, isto é, da média de S/A, a altura do pico do mentol pode ser corrigida usando a fórmula
$$h' = \frac{\sum S/A}{N} \cdot h$$
. A figura 5 esquematiza esse pico.

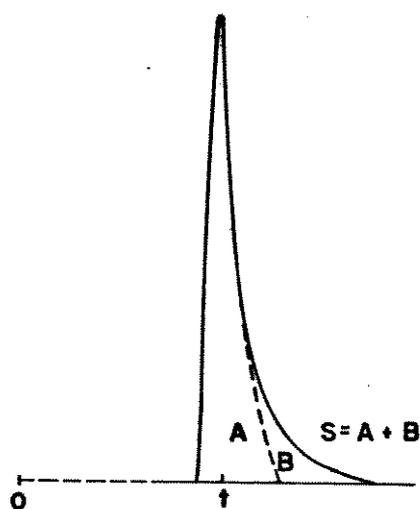


FIGURA 5 - Desenho esquemático do pico do mentol.

A identificação dos terpenos foi feita a partir de padrões de componentes citados na literatura como constituintes de *H. suaveolens* por GILDEMEISTER e HOFFMAN (1961), FLORES e MEDINA (1970), CRAVEIRO *et al.* (1981), e GOTTLIEB *et al.* (1981). Os padrões utilizados foram: alfa-pineno, beta-pineno, limoneno, beta-cariofileno, alfa-terpinel, cineol, 1-8, sabineno, alfa-terpinoleno, canfeno, humuleno, fencho-na, estragol, gama-terpineno, alfa-felandreno, cânfora, cimenno, careno e padrão da espécie *Pseudotsuga menziesii*.

Os padrões foram injetados separadamente a fim de se verificar o tempo de retenção e em seguida adicionados aos extratos de *H. suaveolens*. Através do acréscimo do pico, os componentes foram considerados identificados.

3. RELAÇÃO ENTRE ÁREA FOLIAR E O PRODUTO DO COMPRIMENTO E LARGURA DAS FOLHAS

A fim de se estimar a área foliar da planta ou das populações que estiveram disponíveis para os herbívoros, ou mesmo determinar a quantidade de terpenos por área foliar, foram feitas medidas do comprimento e largura de todas as folhas de dezesseis plantas. Oito plantas cada da UNICAMP e de SUMARÉ, divididas igualmente entre ambientes ensolarados e sombreados, foram examinados.

Foram considerados dois comprimentos, sendo o comprimento "A" igual ao comprimento do limbo e o comprimento "B" igual ao comprimento do limbo mais o pecíolo. A largura correspondia à maior do limbo. Chamou-se de índice A ao produto do comprimento A e a largura da folha, e de índice B ao produto do comprimento B e a largura da folha.

A área foliar foi obtida a partir do peso do papel de xerox das folhas, sendo estimado um peso padrão com área conhecida. Esses pesos foram obtidos em balança analítica em fevereiro de 1981.

Para se determinar qual índice está melhor correlacionado com a área foliar foram feitas análises de correlação. Para prever a área foliar a partir do índice A ou B, análises de regressão foram usadas (SOKAL e ROHLF 1981).

As análises foram realizadas com o programa STATPACK STATISTICAL PACKAGE da Universidade de Michigan, com o auxílio do computador PDP-10 da UNICAMP.

4. RELAÇÃO ENTRE ÁREA FOLIAR E ALTURA DA PLANTA

Das dezesseis plantas citadas no ítem 3, foram medidas também suas alturas do eixo principal a fim de se avaliar a relação entre área foliar e altura da planta.

Outras dezesseis plantas foram amostradas em março de 1981, sendo novamente oito pertencentes a UNICAMP (quatro na sombra e quatro no sol) e oito de SUMARÉ (quatro na sombra e quatro no sol). Dessas plantas, foram medidas o comprimento A e a largura de todas as folhas, bem como a altura total. Considerou-se altura total a somatória do comprimento principal e dos ramos laterais. A área foliar foi estimada a partir do índice A (produto do comprimento do limbo e largura das folhas) ajustado a partir do coeficiente obtido da regressão entre área foliar e índice A descrita no ítem 3.

A amostra dessas plantas foi aleatória dentro da população, sendo portanto considerados indivíduos nas várias fases de crescimento.

5. CRESCIMENTO E DISTRIBUIÇÃO DAS PLANTAS

O acompanhamento do crescimento das plantas foi feito na UNICAMP, SUMARÉ e SANTA GENEBRA de setembro de 1982 a maio de 1983. Foram feitas medidas, em intervalos variando entre 2 a 3 semanas, da altura total de 30 a 50 plantas, isto é, da altura do eixo principal mais o somatório dos comprimentos dos ramos laterais. As amostras em cada subárea foram aleatórias, sendo as plantas acompanhadas na maioria das vezes desde o estágio em que apresentava o segundo par de folhas até o final de seu ciclo de vida. Na população da Santa Genebra-Sombra só foi possível fazer esse acompanhamento por 3 meses e na Santa Genebra Sol não foi feito, devido a interferência humana.

Para se obter a relação entre área foliar total e altura total, durante o ciclo de vida da planta, foram medidas mensalmente a altura total e estimado a área foliar de quatro plantas por subárea. Em alguns casos, houve morte das plantas marcadas, resultando em amostras de tamanho variável (Tab.1).

TABELA 1 - Número de plantas amostradas e número de medidas mensais correspondentes para cada população.

POPULAÇÕES	Nº DE PLANTAS AMOSTRADAS	Nº DE MEDIDAS MENSAIS
Sumaré-Sol	4	7
Sumaré-Sombra	3 1 4	2 3 1
UNICAMP-Sol	1 2 1 6	3 4 5 1
UNICAMP-Sombra	2 1 1 3	1 4 3 2
Santa Genebra-Sol	12	1
Santa Genebra-Sombra	32	1

Em seguida foi feita uma regressão para se estimar a área foliar a partir da altura total da planta durante o seu ciclo de vida (SOKAL e ROHLF 1981).

Uma vez estimada a média da área foliar (total/planta nas subáreas ao longo de seu ciclo de vida, é possível se estabelecer a quantidade total de alimento potencialmente disponível para os herbívoros durante o ciclo de vida da planta, bem como o período em que a planta se torna mais aparente para os mesmos ao longo do seu ciclo.

A densidade das plantas foi estimada quinzenalmente, em dez parcelas contíguas e fixas, de 1m x 1m, nas subáreas de estudo, a fim de se acompanhar a densidade ao longo do ciclo de vida.

Com os dados de área foliar média (m^2) e densidade média em cada subárea na fase imediatamente anterior à floração, foi obtido o índice de área foliar, dando assim uma medida da área de folhas (m^2) por metro quadrado.

6. HERBÍVOROS E SEUS EFEITOS

6.1 - GRAU DE HERBIVORIA

Foram feitas contagens de herbívoros por planta, bem como observações do comportamento dos mesmos nos diferentes locais, a fim de documentar suas abundâncias e efeitos nas populações.

Para se estimar o grau de herbivoria de uma planta, foi utilizado a equação:

$$GH = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^a pi \quad \text{onde:}$$

n = nº de folhas da planta;

a = nº de folhas atacadas;

pi = porcentagem de herbivoria nas folhas atacadas.

A porcentagem de herbivoria foi obtida usando três classes de consumo (0 - 5% de folha comida, de 5 - 50% e de mais de 50%), pi sendo o ponto médio da classe.

Em seguida foi calculado a média do grau de herbivoria nas populações (\overline{GH}).

Obtendo-se um coeficiente $K = \frac{b}{c}$, onde b = número de plantas atacadas e c = número total de plantas amostradas, pode-se obter o grau de herbivoria ajustado $GH' = \overline{GH} \times K$, que nos dá a idéia do grau de herbivoria da população.

6.2 - EFEITO NO DESENVOLVIMENTO DE HERBÍVOROS

Para se verificar os efeitos da variação química de *Hyptis suaveolens* sobre o desenvolvimento de herbívoros, foram realizados experimentos com lagartas de *Pyrausta insignnata*, que têm sido encontradas com uma alta frequência na planta durante o desenvolvimento desse trabalho.

Foi feito um acompanhamento através de 3 gerações de *P. insignnata*, o parental coletada no campo e duas gerações subsequentes mantidas no laboratório. Lagartas desta maripôsa foram divididas em dois lotes de 30-50 indivíduos. Um lote foi submetido a uma dieta consistindo de folhas de uma mesma planta de *Hyptis suaveolens* e o outro lote foi alimentado com 30 plantas diferentes, cada larva sempre recebendo folhas de uma mesma planta. Os adultos foram colocados em gaiolas de cartolina para se reproduzirem, e alimentados com solução açucarada a 30% no estágio adulto.

A variação no desenvolvimento foi quantificada através da variância do peso das pupas. Os pesos foram obtidos com uma balança analítica.

Uma outra série de experimentos foi montada usando larvas de 1º e 3º estágio de *Spodoptera latifascia* como herbívoros, em lotes de 30 indivíduos. Ao lote controle foram oferecidas folhas de batata-doce, a um segundo lote, folhas de um indivíduo de *H. suaveolens* e portanto com uma composição constante e a um terceiro lote, foram oferecidas folhas de trinta indivíduos diferentes de *H. suaveolens*.

7. VARIAÇÕES NAS INTENSIDADES LUMINOSAS DAS POPULAÇÕES

A intensidade luminosa em cada uma das seis populações foi obtida com o auxílio de um fotômetro WESTON MASTER 6 (Modelo 560) em cada uma das populações em vela-pés (BICKFORD e DUNN 1972). As medidas foram tomadas de hora em hora, com início às 8:00 horas até às 17.00 horas, a aproximadamente 1 metro do chão.

Essas medidas foram feitas em dias ensolarados, sem nuvens, apenas uma vez em abril de 1983.

III - RESULTADOS

1. LUMINOSIDADE NAS POPULAÇÕES

As populações diferiram bastante em relação à quantidade de luz que recebem (Tab.2). A população Sumaré-Sol é sombreada na parte da tarde por eucaliptos, enquanto que Sumaré-Sombra, localizada entre eucaliptos, é sombreada por todo o período do dia. Na população Santa Genebra-Sombra nos períodos de sol à pino, o sol incide diretamente. As demais populações são sombreadas ou ensolaradas por todo o período do dia.

TABELA 2 - Luminosidade ao longo do dia nas diferentes populações em vela-pês.

HORÁRIO	UNICAMP SOL	UNICAMP SOMBRA	SUMARÉ SOL	SUMARÉ SOMBRA	STA.GEN. SOL	STA.GEN. SOMBRA
8	500	64	500	8	500	16
9	500	64	500	16	500	25
10	750	64	500	32	500	500
11	750	48	500	64	750	500
12	750	48	500	64	750	500
13	750	64	500	64	750	250
14	750	125	48	32	750	48
15	750	64	48	32	500	32
16	500	32	32	12	450	25
17	450	16	25	8	312	25

2. RELAÇÃO ENTRE O PRODUTO DO COMPRIMENTO E LARGURA DAS FOLHAS E ÁREA FOLIAR

As correlações entre área foliar e índice A (produto do comprimento do limbo e largura da folha) e índice B (produto do comprimento do limbo mais pecíolo e largura da folha) das dezesseis plantas amostradas, sob diferentes condições de luz e locais, foram altamente significantes (Tab.3) .

TABELA 3 - Coeficientes de correlação entre índices A e B e área foliar e os valores de F e a probabilidade das análises de variâncias a partir das regressões (g.l. = 1; 1737).

	Coeficiente de Correlação r	F	P
Índice A/ Área foliar	0.997	286700.0	$P \leq 0.001$
Índice B/ Área foliar	0.989	81840.0	$P \leq 0.001$

Uma vez que o índice A produziu uma correlação ligeiramente superior, as áreas foliares das plantas foram estimadas a partir do índice A, utilizando-se o fator de correlação $b = 1.45884475$, obtido a partir da regressão entre área foliar e índice A.

Através das figuras 6 e 7 pode-se observar a correlação nas duas áreas, UNICAMP e SUMARÉ respectivamente, entre índice A e área foliar. A mesma correlação foi obtida para os indivíduos expostos a diferentes regimes de luz, como se observa nas figuras 8 e 9 (sol e sombra respectivamente).

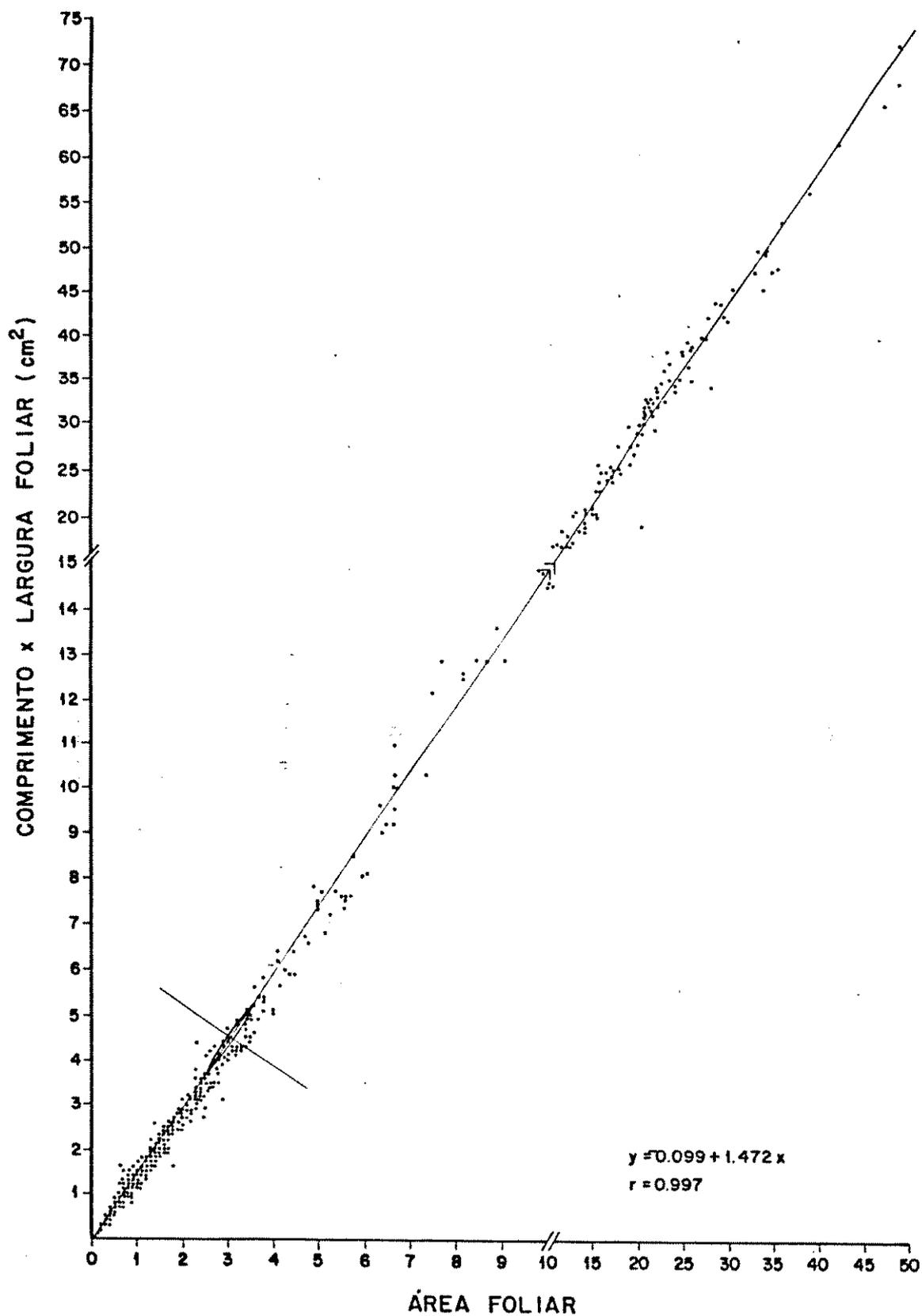


FIGURA 6 - Gráfico de correlação e limites de confiança(95%) entre comprimento x largura foliar e área foliar da amostra de plantas da UNICAMP (Gráfico com mudança de escala).

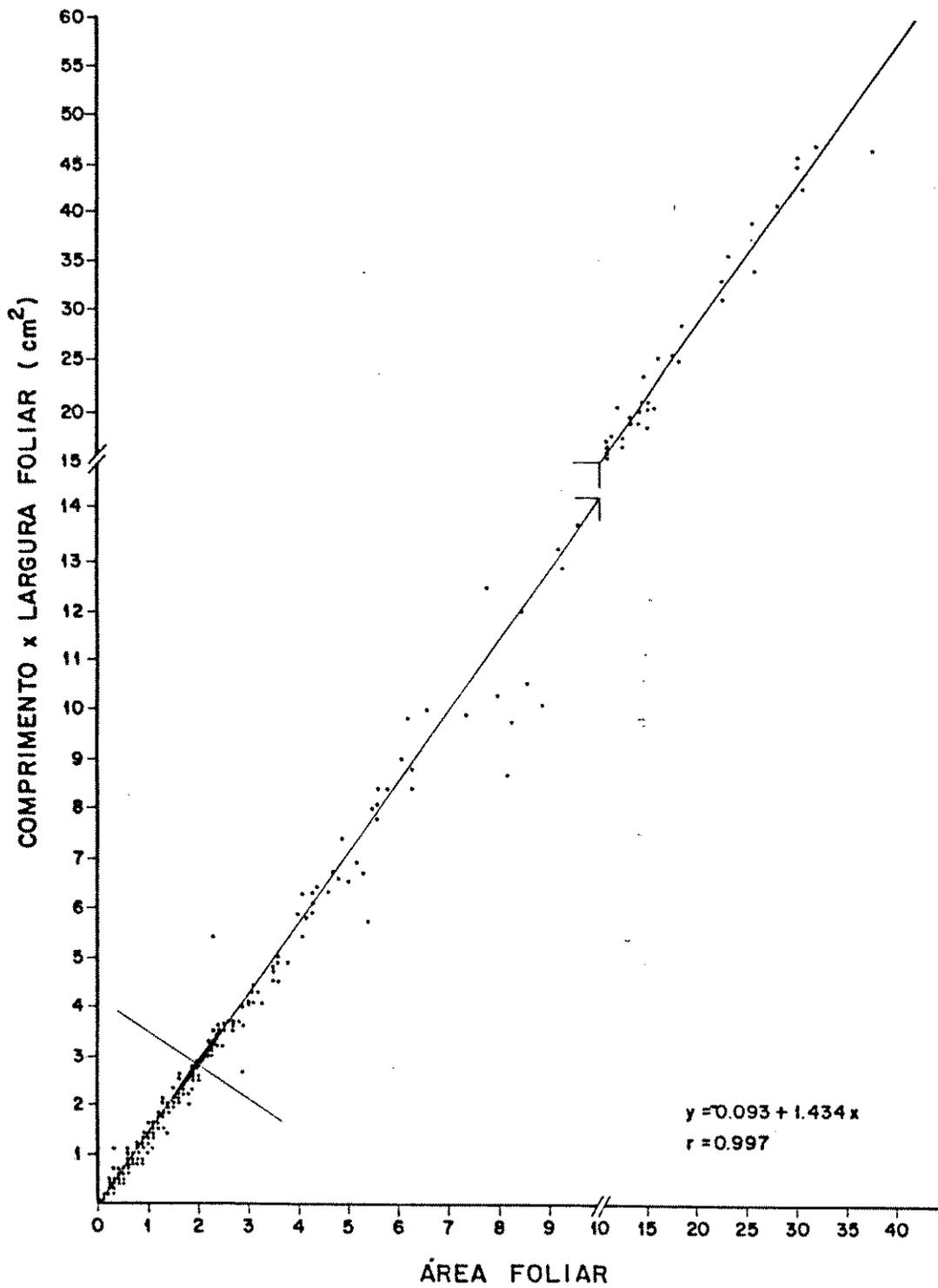


FIGURA 7 - Gráfico de correlação e limites de confiança(95%) entre comprimento x largura foliar e área foliar da amostra de plantas de Sumaré (Gráfico com mudança de escala).

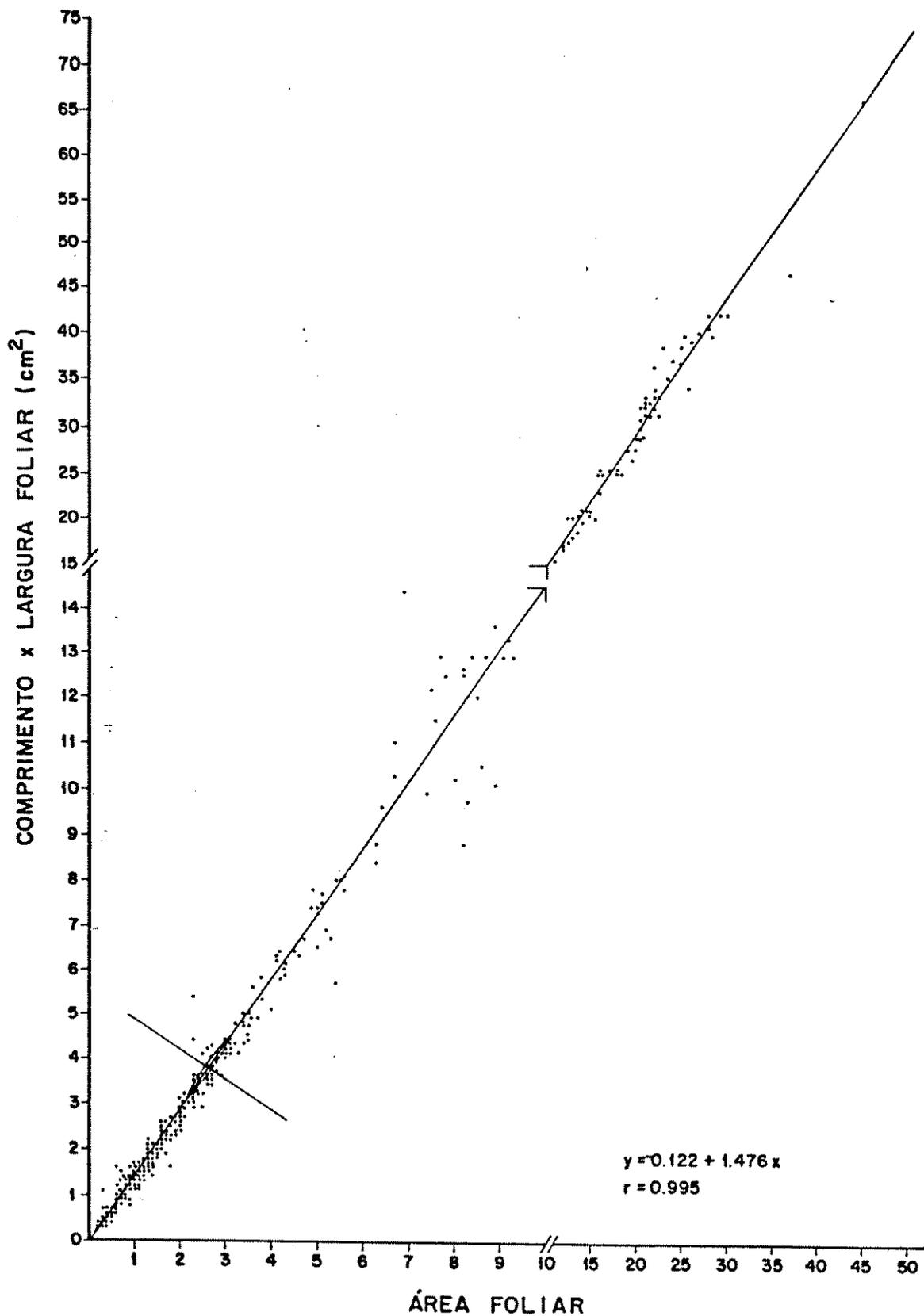


FIGURA 8 - Gráfico de correlação e limites de confiança(95%) entre comprimento x largura foliar e área foliar da amostra de plantas no Sol (Gráfico com mudança de escala).

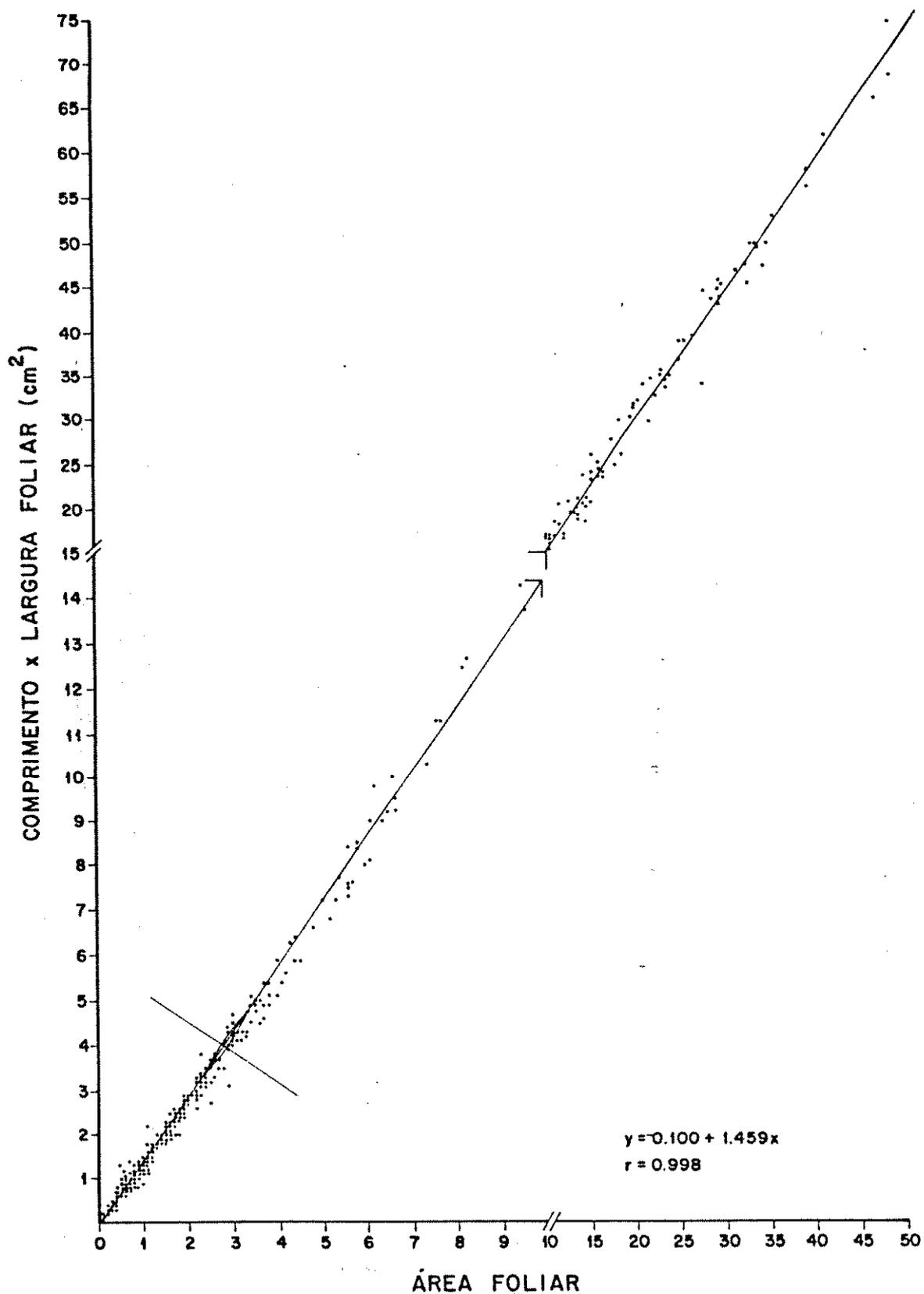


FIGURA 9 - Gráfico de correlação e limites de confiança(95%) entre comprimento x largura foliar e área foliar da amostra de plantas na sombra (Gráfico com mudança de escala).

A análise de covariância destes resultados (Tab.4) mostram diferenças entre as 4 retas de regressão. Mas, observamos que o coeficiente b das 4 regressões são bem próximos e que as retas quase se sobrepõem.

TABELA 4 - Análise de covariância para comparação entre linhas de regressão das quatro populações.

		g.l.	SQ		b
Resíduos	UNICAMP-Sol	406	336.385		1.492
a partir	UNICAMP-Sombra	686	246.530		1.452
das re-	SUMARÉ-Sol	413	83.034		1.374
gressões	SUMARÉ-Sombra	226	59.882		1.466
		g.l.	SQ	QM	F
Totais					
Somatória					
dos Resí-					
duos		1731	725.831	0.419	
"Pooled" Dentro		1734	784.860	0.453	
Diferenças entre					
inclinações		3	59.029	19.676	46.96
Diferença entre					
médias ajustadas		3	8.422	2.807	6.20
F_1 (g.l. = 3; 1731) = 46.959			$P < 0.001$		$F_1 =$ Declividade
F_2 (g.l. = 3; 1734) = 6.196			$P < 0.001$		$F_2 =$ Altura da média

3. RELAÇÃO ENTRE ALTURA DA PLANTA E ÁREA FOLIAR

Verificou-se que não existe uma correlação entre altura do eixo principal da planta e área foliar total nas diferentes populações, sendo $r = -0.055$ ($p > 0.84$).

Das outras dezesseis plantas amostradas, das quais obteve-se a altura total, isto é, somatória do comprimento do eixo principal e dos ramos laterais, e a área foliar total (somatória do produto do comprimento do limbo e largura das folhas ajustado a partir do coeficiente de regressão $b = 1.459$ descrito na seção anterior), observa-se que a correlação $r = 0.838$) entre altura total e área foliar total é significativa $P(< 0.0001)$.

Foi feita ainda uma análise de covariância entre as quatro populações amostradas (UNICAMP-Sol, UNICAMP-Sombra, SUMARÉ-Sol e SUMARÉ-Sombra) para se verificar se existiam diferenças entre as retas de regressão quanto à sua declividade e altura da média. Os resultados obtidos demonstraram que as diferenças não eram significativas ao nível de 5%, sendo a declividade, isto é, F_1 (g.l. = 3; 8) = 1.789 e a altura da média, F_2 (g.l. = 3; 11) = 2.663. Isso significa que tratam-se de retas paralelas e coincidentes.

Mas, as retas de regressão das populações sujeitas à diferentes intensidades luminosas, não tendem a ser paralelas e coincidentes (Fig.10), como sugerido pelo teste estatístico, sugerindo que o pequeno número de amostras pode ter resultado em um erro do tipo II. Por esse motivo foi realizado uma análise entre sol e sombra para se verificar isso. Os resultados da análise de covariância (Tab.5) mostram que

não existem diferenças entre a declividade das linhas de regressão entre as amostras de sol e as de sombra à nível de 5% de significância, enquanto que em relação à altura da média as diferenças são significativas.

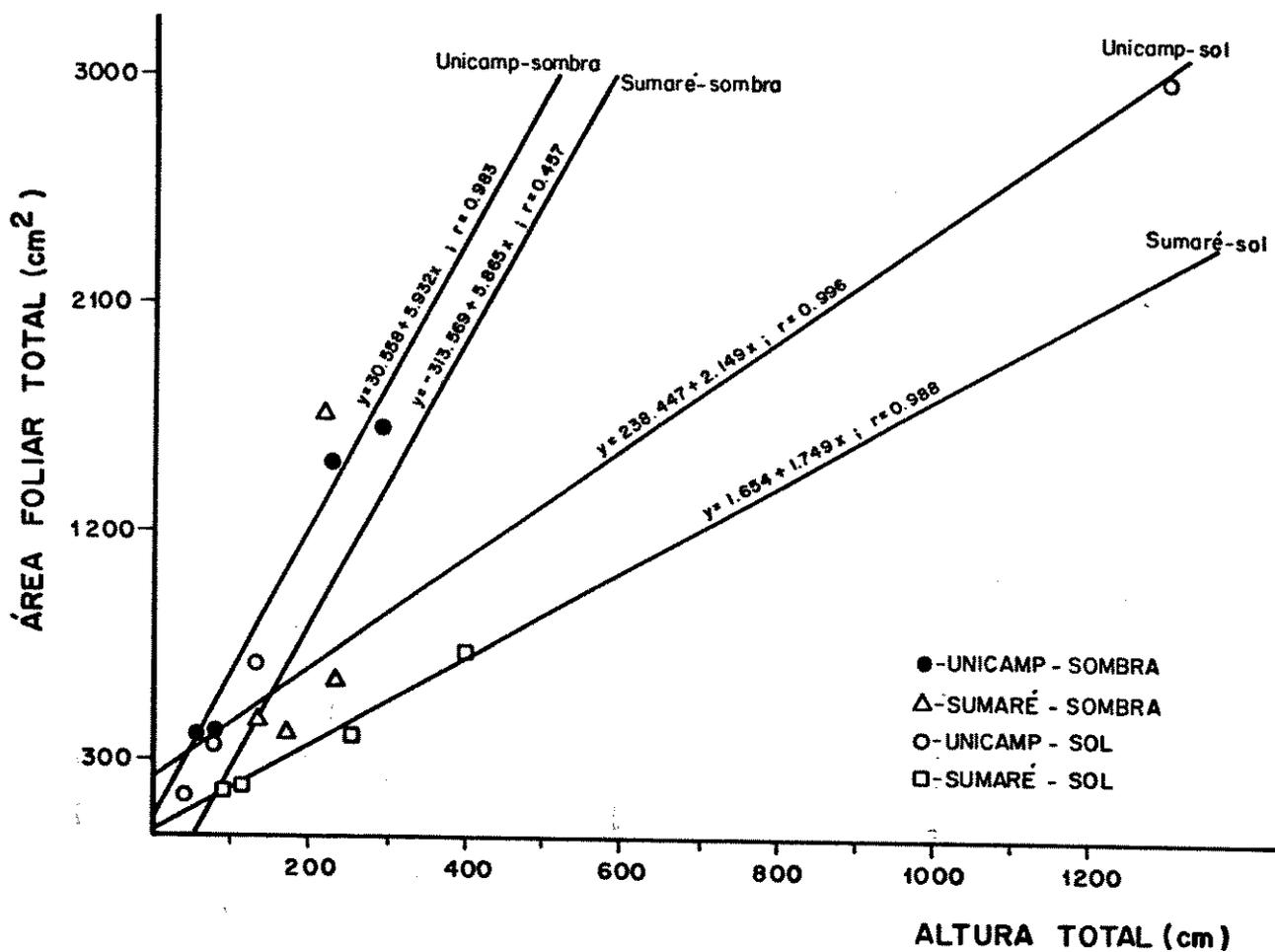


FIGURA 10 - Retas de regressão entre altura total e área foliar total das populações.

TABELA 5 - Análise de covariância para comparação entre linhas de regressão das amostras do Sol e Sombra.

		g.l.	SQ		
				QM	F
Resíduos a partir das regressões	Sol	6	264117.0		2.220
	Sombra	6	1120510.0		5.477
Totais Somatória dos Resíduos		12	1384627.0	115385.6	
"Pooled" Dentro		13	1851927.0	142455.9	
Diferenças entre inclinações		1	467300.0	467300.0	4.05
Diferença entre médias ajustadas		1	813498.3	813498.3	5.71
F ₁ (g.l. = 1; 12) = 4.05			P > 0.05	F ₁ = Declividade	
F ₂ (g.l. = 1; 13) = 5.71			P < 0.05	F ₂ = Altura da média	

4. RELAÇÃO ENTRE ÁREA FOLIAR E ALTURA TOTAL AO LONGO DO DESENVOLVIMENTO

Plantas foram acompanhadas mensalmente durante o ciclo de vida a fim de se obter um coeficiente entre área foliar total e altura total ao longo do seu desenvolvimento. Os dados foram analisados em dois grupos. No primeiro, agrupou-se as medidas feitas anteriores ao período de floração e no outro apenas medidas de plantas posteriores ao período de floração. Essa separação de plantas, antes e após a floração se deve às diferenças encontradas entre a relação área foliar total/altura total em função do estágio de desenvolvimento em que se encontra a planta.

A amostra incluindo todos os dados apresenta um coeficiente de correlação de $r = 0.735$ ($P \ll 0.001$). Quando consideramos apenas a amostra anterior à floração, a relação é melhor, sendo $r = 0.900$ ($P \ll 0.001$) enquanto após a floração, $r = 0.507$ ($P = 0.002$).

Foi levantado o problema de que não se poderia fazer medidas mensais de uma mesma planta, isto é, ter-se várias medidas ao longo do tempo de uma mesma planta, uma vez que os dados nesse caso não seriam independentes. Em vista disso, para as medidas das plantas antes da floração, foram feitas duas regressões. Uma em que foram agrupadas todas as medidas ao longo do seu desenvolvimento e outra em que foi feito um sorteio de um "tempo" ao longo do desenvolvimento. Temos então uma amostra (Amostra 1) antes da floração com repetições de medidas de uma mesma planta ao longo de seu desenvolvimento e outra em que só temos para um único tempo

(Amostra 2). Para essa segunda amostra o coeficiente de correlação é igual a 0.969, $P \ll 0.001$. As análises de covariância para comparação entre as linhas de regressão (SOKAL e ROHLF 1981) das seis populações para as amostras 1 e 2 anteriores à floração estão na Tabela 6.

TABELA 6 - Análises de covariância para comparações entre linhas de regressão das seis populações para as amostras em que foram agrupadas todas as observações de plantas anteriores à floração (Amostra 1) e para a amostra composta de apenas uma observação por planta (Amostra 2).

AMOSTRA 1		g.l.	SQ	F	P	b
Resíduos a partir da regressão	Sumaré-Sol	17	276974.0	54.5	≤0.0001	1.72028
	Sumaré-Sombra	9	12698.1	146.8	≤0.0001	2.66886
	UNICAMP-Sol	16	1132390.0	48.4	≤0.0001	3.88029
	UNICAMP-Sombra	13	1478.2	19.2	0.0007	2.33096
	Sta.Gen.-Sol	6	42989.0	489.1	≤0.0001	2.43791
	Sta.Gen.-Sombra	11	2233.6	264.2	≤0.0001	4.36854
		g.l.	SQ	QM		
Totais-Somatória dos Resíduos		72	1468762.85	20399.484		
"Pooled" Dentro		77	2094881.0	27206.247		
Diferença entre inclinações		5	626118.15	125223.63		
Diferenças entre médias ajustadas		5	174199.8	34839.96		
F1 (g.l.=5; 72) = 6.139		P < 0.001	F1 - Declividade			
F2 (g.l.=5; 77) = 1.281		P > 0.05	F2 - Altura da média			

AMOSTRA 2		g.l.	SQ	F	P	b
Resíduos a partir da regressão	Sumaré-Sol	2	9938.41	64.4	0.0152	5.02175
	Sumaré-Sombra	4	9438.95	60.89	0.0015	2.62969
	UNICAMP-Sol	5	156601.0	14.64	0.0123	3.44308
	UNICAMP-Sombra	5	46.52	6.816	0.0476	1.83032
	Sta.Gen.-Sol	6	42989.0	489.1	≤0.0001	2.43791
	Sta.Gen.-Sombra	11	2233.57	264.2	≤0.0001	4.36854
		g.l.	SQ	QM		
Totais-Somatória dos Resíduos		33	221247.45	6704.468		
"Pooled" Dentro		38	346404.10	9115.897		
Diferenças entre inclinações		5	125156.65	25031.330		
Diferenças entre médias ajustadas		5	42042.31	8408.462		
F1 (g.l.=5; 33) = 3.734		P < 0.01	F1 - Declividade			
F2 (g.l.=5; 38) = 0.922		P > 0.05	F2 - Altura da Média			

Pode-se observar que nas duas análises as diferenças entre as declividades são significativas. Mas não existem diferenças entre as alturas das médias para as duas situações (F_2 não é significativo). Também não existem diferenças consistentes entre plantas no sol e na sombra (Tab.7).

TABELA 7 - Análise de covariância para comparação entre linhas de regressão entre plantas no sol e na sombra para as duas amostras anteriores à floração.

	g.l.	F1(Declividade)	P	g.l.	F2(alt. média)	P
AMOSTRA 1	1;80	0.206	> 0.05	1;81	1.99	> 0.05
AMOSTRA 2	1;41	0.548	> 0.05	1;42	4.28	> 0.05

Foi utilizado um índice para cada população obtido da análise da AMOSTRA 1 para poder se estimar a área foliar a partir da altura total durante o ciclo de vida.

As regressões das amostras 1 e 2 antes da floração são apresentadas nas figuras 11 e 12, respectivamente.

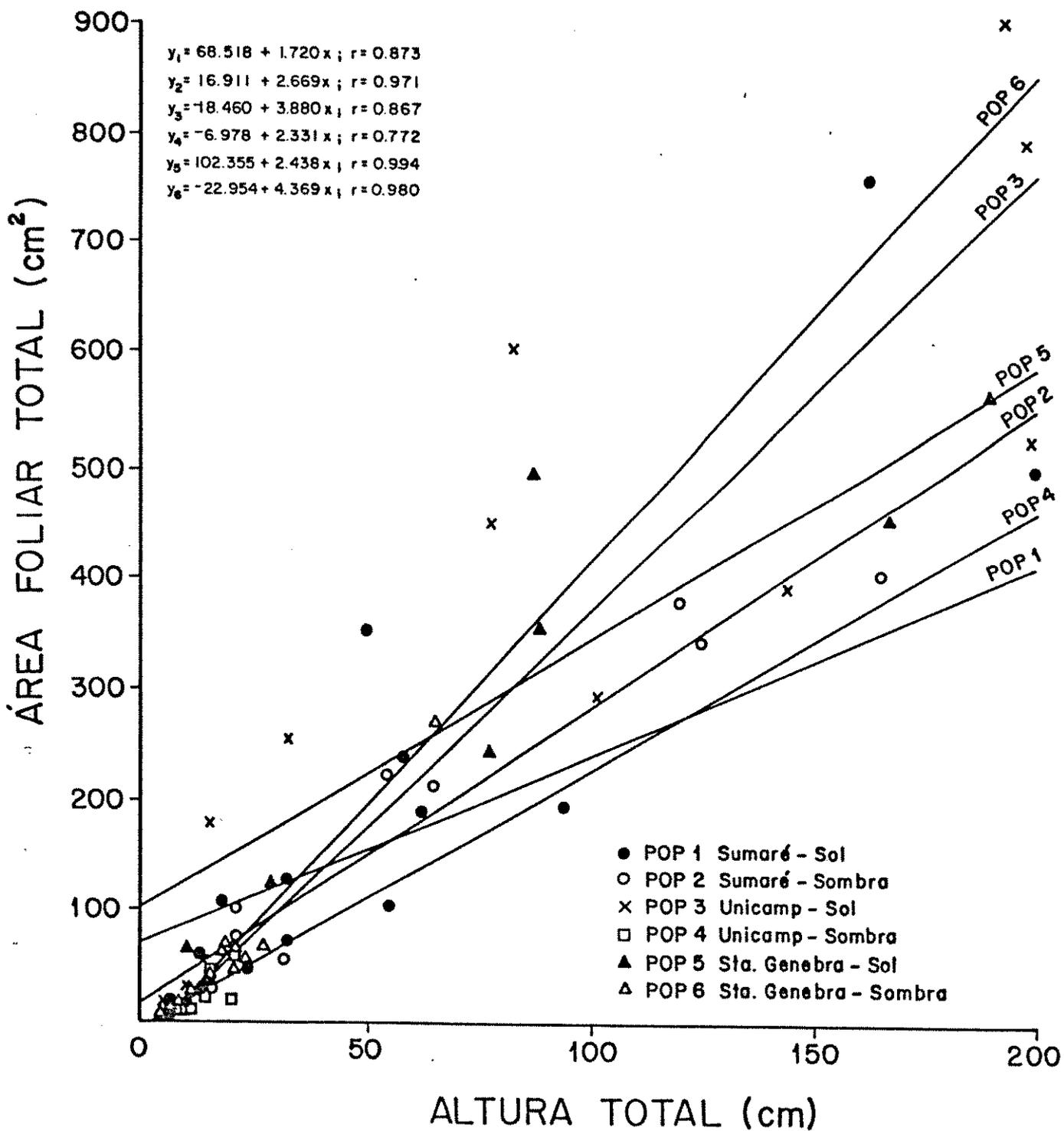


FIGURA 11 - Linhas de regressões das seis populações, considerando-se todas as medidas anteriores à floração (Amostra 1). Três pontos omitidos por ficarem fora do gráfico: Pop. 3 (420, 2111), Pop. 5 (895, 2278) e Pop. 6 (559, 878).

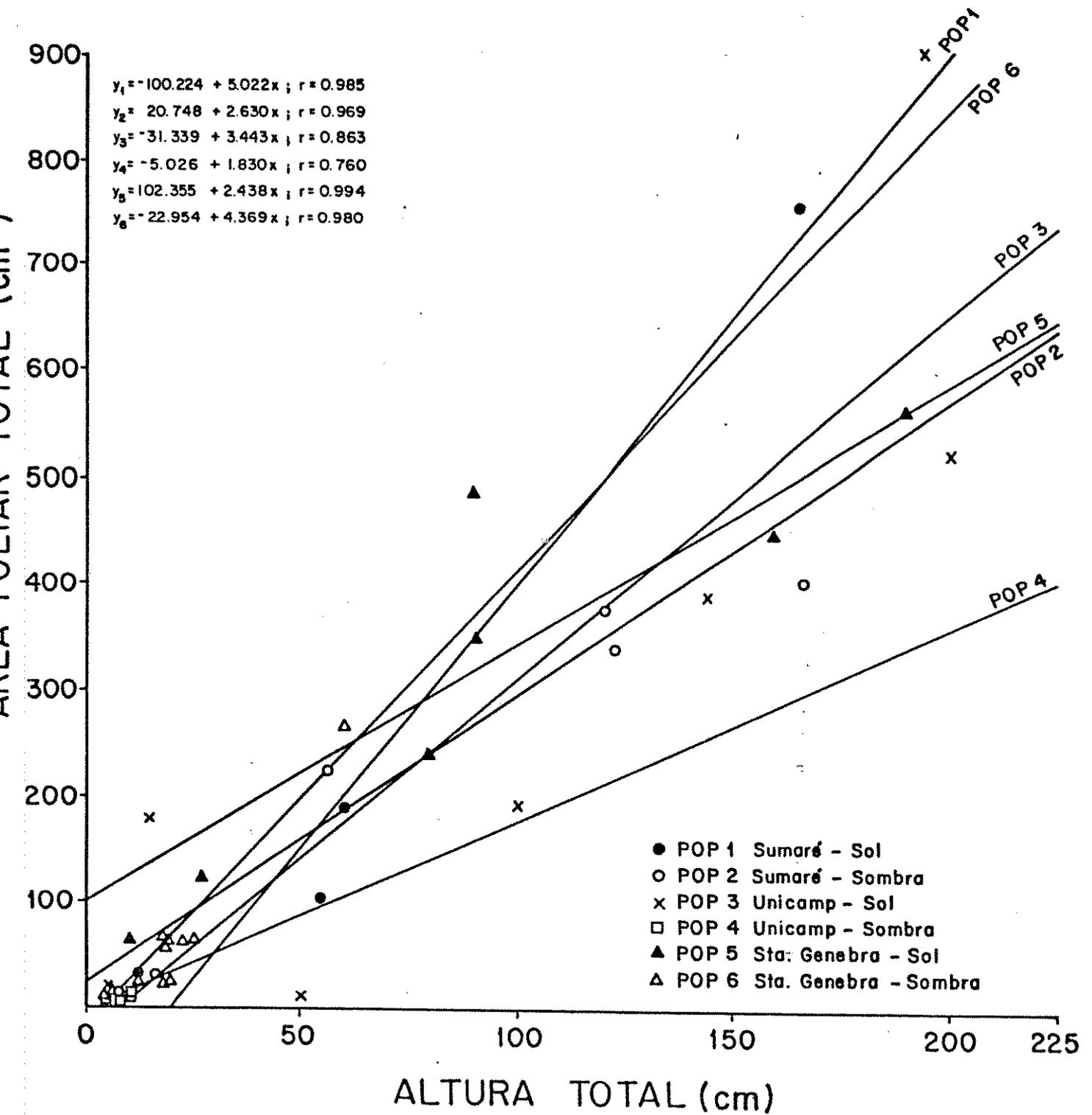


FIGURA 12 - Linhas de regressões das seis populações, considerando-se apenas uma medida para cada planta antes da floração (Amostra 2). Um ponto omitido por ficar fora do gráfico: Pop. 5 (895, 2278).

As análises de covariância da amostra após a floração, mostram diferenças significativas entre as alturas da média (F_2) entre locais, entre populações e entre condições de luz (Tab.8).

TABELA 8 - Análise de covariância para comparação entre as linhas de regressão para plantas posterior à floração.

FONTE DE VARIAÇÃO	g.l.	F1(Declividade)	P	g.l.	F2(alt. média)	P
Entre os locais:						
UNICAMP, Sumaré e Santa Genebra	2;31	0.47	> 0.05	2;33	4.6	<0.01
Entre as populações:						
Sumaré-Sol, UNICAMP-Sol, Sta. Genebra-Sol e Sta. Genebra-Sombra	4;27	0.966	>0.05	4;31	3.738	<0.05
Entre as condições de luz:						
Sol e Sombra	1;33	0.933	>0.05	1;34	10.957	<0.05

Os coeficientes de regressão para a relação entre altura total e área foliar e os valores de F e P correspondentes tanto para as populações, como para os locais e condições de luz, são apresentados na Tabela 9. Em função desses resultados, foi utilizado também um coeficiente de regressão para cada população após a floração.

TABELA 9 - Coeficientes de regressão, valores de F e P e o número de plantas das análises de variância a partir das regressões, para as diversas fontes de variação.

FONTE DE VARIACÃO	b	F	P	n
<u>LOCAIS:</u>				
UNICAMP	1.344145	1565.0	0.0006	4
SUMARÉ	0.715853	2.586	0.1423	11
SANTA GENEBRA	1.265069	12.470	0.0021	22
<u>POPULAÇÕES:</u>				
SUMARÉ-SOL	0.413247	5.687	0.0485	9
UNICAMP-SOL	1.344145	1565.0	0.0006	4
SANTA GENEBRA-SOL	2.271617	250.800	0.0401	3
SANTA GENEBRA-SOMBRA	1.210531	9.434	0.0069	19
<u>CONDIÇÕES DE LUZ:</u>				
SOL	0.820340	9.862	0.0072	16
SOMBRA	1.300216	12.700	0.0021	21

A população UNICAMP-Sombra não foi amostrada após a floração e a população Sumaré-Sombra apresentava apenas duas plantas na amostra. Para essas populações o coeficiente de regressão da população da Sombra foi utilizado, uma vez que essa amostra é maior do que para os respectivos locais (UNICAMP e Sumaré) (Tab.9). Os gráficos são apresentados na Figura 13.

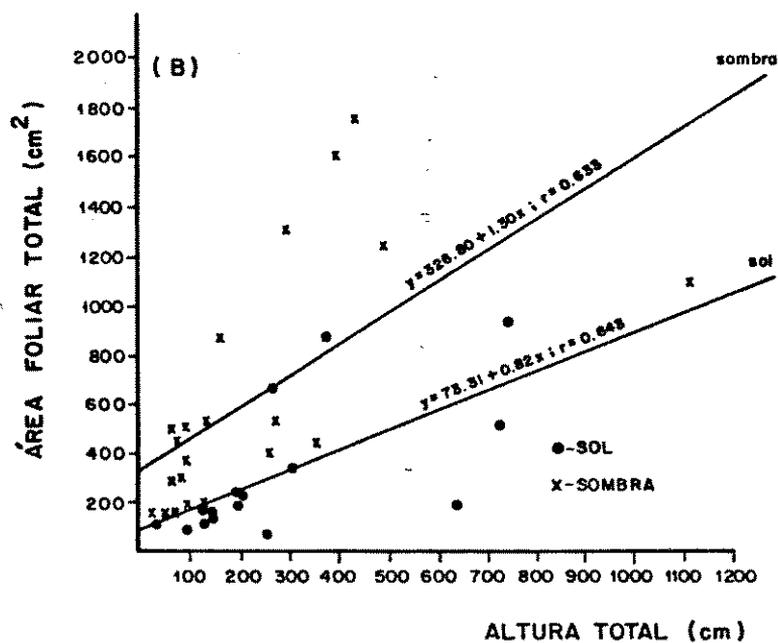
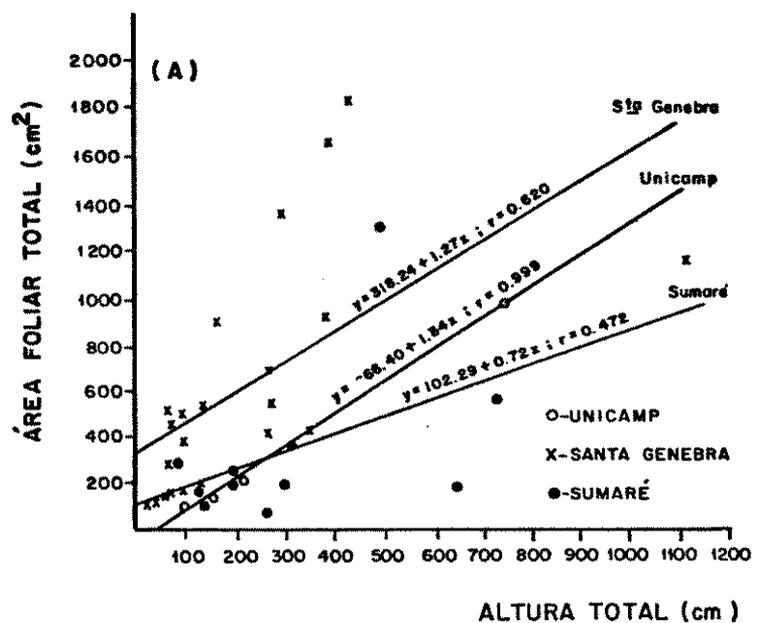


FIGURA 13 - Regressões entre área foliar total e altura total para os locais (A) e condições de luz (B) das plantas amostradas após a floração.

A Tabela 10 apresenta os coeficientes de regressão usa
dos para se estimar a área foliar a partir da altura total
nas diferentes populações.

TABELA 10 - Coeficientes de regressão para as relações entre "altura total" (X) e área foliar (y) das populações, antes e após a floração.

POPULAÇÕES	antes	b	após
SUMARÉ-SOL	1.720276		0.4132474
SUMARÉ-SOMBRA	2.668864		1.300216
UNICAMP-SOL	3.880288		1.344145
UNICAMP-SOMBRA	2.330958		1.300216
SANTA GENEBRA-SOL	2.437909		2.271617
SANTA GENEBRA-SOMBRA	4.368542		1.210531

5. DESENVOLVIMENTO DAS PLANTAS E SUA DENSIDADE AO LONGO DO CICLO DE VIDA

As áreas foliares totais das plantas que foram acompanhadas em intervalos variando entre 2 a 3 semanas ao longo de seu desenvolvimento foram estimadas multiplicando-se a "altura total" pelo respectivo coeficiente de regressão, dado na Tabela 10. Em seguida, foram estimadas as médias dessas áreas foliares totais e os desvios padrões das plantas de cada população para as amostras sequenciais (Tab.11, Fig.14). Foi observado na população UNICAMP-Sombra que, embora *H. suaveolens* seja uma planta anual, em alguns casos, ocorria rebrota a partir da região inferior do caule próximo ao solo. Devido a isso, para essa população, foi estimada a área foliar total para todas as plantas amostradas e também considerando-se somente as plantas rebrotadas e as plantas que germinaram e cresceram nesse segundo estágio de sucessão (plantas novas) separadamente.

A população que apresentou plantas com a maior quantidade de folhagens foi a UNICAMP-Sol, seguido da UNICAMP-Sombra rebrotadas e da Santa Genebra-Sombra (Fig.14). No período que antecede a floração, a área foliar é maior. Nesta fase as populações provavelmente se tornam mais conspícuas para seus herbívoros. A diminuição da área foliar no período inicial da floração se deve à queda das folhas mais velhas e ao menor tamanho de folhas jovens que desenvolvem nesse estágio. Até o final da frutificação, com o total desenvolvimento das novas folhas, tem um acréscimo da área foliar total.

TABELA 11 - Área Foliar Média Estimada (cm²) e Desvio Padrão das Plantas Acompanhadas durante o seu Desenvolvimento nas Populações durante 1982 e 1983.

Populações	Data	18/9	30/9	17/10	3/11	19/11	8/12	28/12	10/1	24/1	17/2	8/3	*21/3	*4/4
UNICAMP -SOMBRA	plantas rebrota das	n	9	9	9	9	9	8	8	8	8	8	8	8
	\bar{x}	89.87	109.04	122.76	214.71	266.76	322.45	301.57	291.08	346.15	424.82	438.80	229.16	239.89
	s	58.29	63.44	64.46	126.12	141.32	160.12	97.40	99.34	156.15	156.44	171.80	81.98	81.95
plantas novas	n	-	-	-	13	18	21	21	21	19	14	14	13	9
	\bar{x}	-	-	-	12.19	14.76	21.70	25.64	24.20	23.98	31.14	35.63	21.50	16.61
	s	-	-	-	7.41	10.64	19.89	24.88	15.36	16.71	21.00	26.21	16.00	13.51
todas	n	10	10	10	22	27	30	29	29	27	22	22	21	17
	\bar{x}	82.28	99.99	112.59	95.04	98.76	111.93	123.90	97.82	119.44	174.29	182.24	100.61	121.69
	s	59.96	66.29	68.77	128.36	144.48	164.30	165.91	131.80	170.97	214.48	222.87	114.82	127.38
UNICAMP-SOL	Data	3/11	19/11	7/12	22/12	7/1	24/1	17/2	*7/3	*21/3	*4/4	*20/4		
	n	48	48	47	47	38	38	38	37	35	31	17		
	\bar{x}	18.51	41.63	166.93	313.56	466.35	583.47	955.27	574.57	879.84	920.65	1321.85		
SUMARÉ-SOL	s	4.92	32.68	161.32	258.52	345.04	337.77	738.15	489.31	956.40	960.29	11113.02		
	Data	27/10	10/11	25/11	14/12	29/12	21/1	8/2	23/2	9/3	*25/3	*12/4	*28/4	*10/5
	n	38	44	49	50	50	50	49	48	48	48	42	35	28
SUMARÉ-SOMBRA	\bar{x}	6.37	8.95	12.90	19.96	25.29	39.57	47.82	59.52	79.65	26.37	32.08	37.44	45.42
	s	2.24	3.10	4.82	10.32	14.62	25.29	32.69	42.49	66.06	27.44	36.94	39.30	43.97
	Data	21/2	9/3	*25/3	*12/4	*27/4	*10/5	*26/5						
SANTA GENEBRA -SOMBRA	n	49	49	48	48	39	23	15						
	\bar{x}	55.28	86.85	64.37	85.16	108.15	126.91	122.05						
	s	26.61	56.45	53.34	89.36	103.24	111.33	132.36						
SANTA GENEBRA -SOMBRA	Data	5/11	19/11	6/12	22/12	6/1	25/1							
	n	24	38	43	42	42	37							
	\bar{x}	25.12	42.36	93.57	128.14	165.80	232.12							
SANTA GENEBRA -SOMBRA	s	5.65	9.25	21.15	55.32	97.27	147.58							

*Floração e frutificação

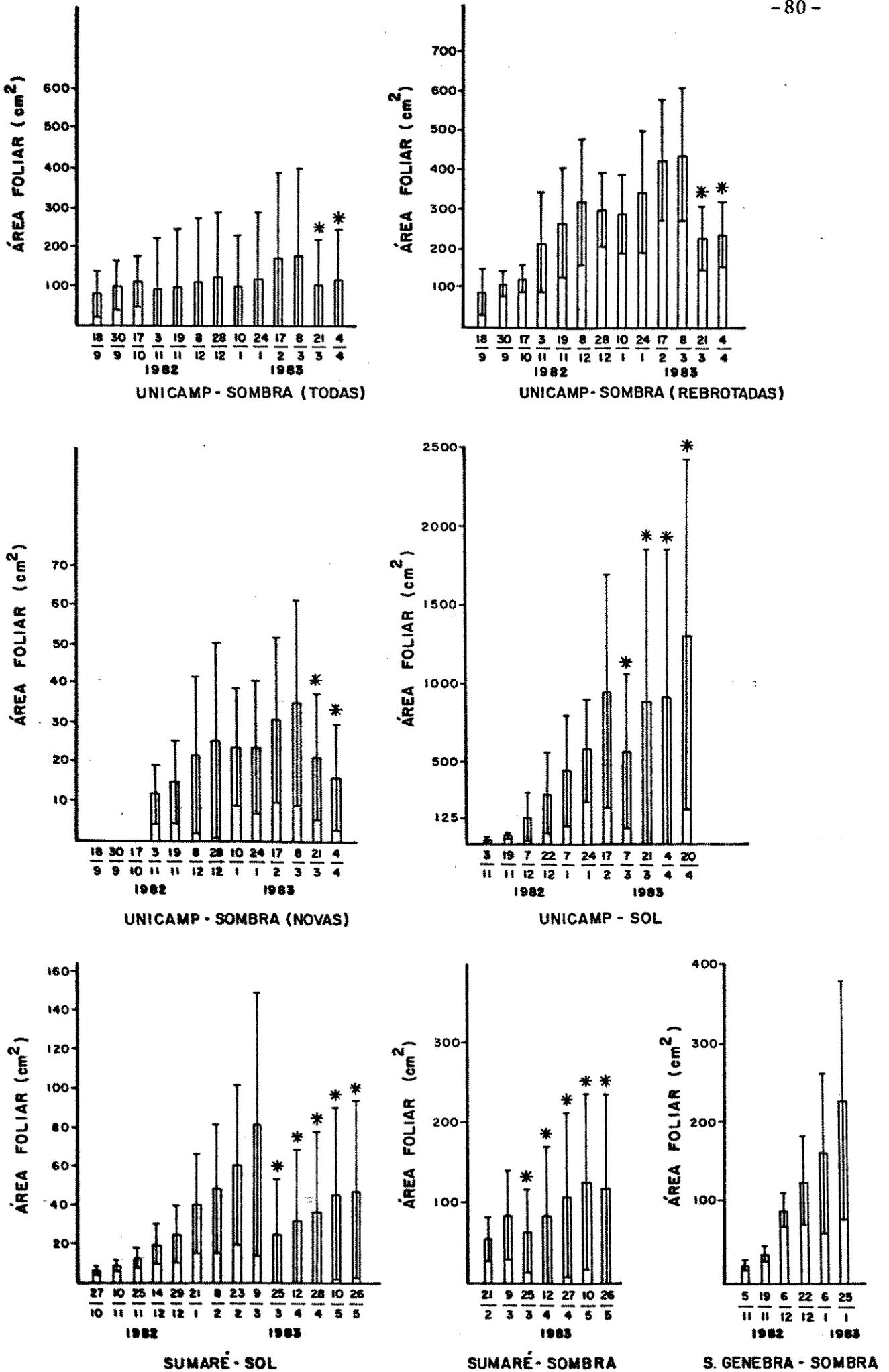


FIGURA 14 - Médias e desvios padrões das áreas foliares totais das cinco populações acompanhadas durante o desenvolvimento. Os tempos marcados com * indicam floração e frutificação.

Uma vez que não foi possível acompanhar as populações da Santa Genebra-Sombra e da população Santa Genebra-Sol ao longo de todo o ciclo, foi estimada a área foliar total dessas populações para um tempo apenas. Essas duas amostras foram analisadas, separando os dados anterior à floração daqueles posterior à floração (Tab.12).

TABELA 12 - Média e desvio padrão das áreas foliares totais das populações da Santa Genebra, antes e após a floração para um dado tempo.

POPULAÇÕES		antes da floração	depois da floração
SANTA GENEBRA-SOL	n	4	8
	\bar{x}	251.714	606.949
	s	89.803	660.738
SANTA GENEBRA-SOMBRA	n	11	9
	\bar{x}	725.576	343.925
	s	650.035	409.013

Ao contrário das demais, a população Santa Genebra - Sol apresentou uma área foliar total maior após a floração. Isso se deve ao fato de ser uma população tardia que se estabeleceu na área no fim do ciclo da espécie. O ciclo desta população foi muito curto de tal modo que não houve tempo de perder as folhas mais maduras e brotarem folhas novas no fim do ciclo, como nas demais populações. As populações Santa Genebra-Sombra e Sumaré-Sol possuíam uma densidade inicial maior que as demais populações (Fig.15). Um decréscimo lento na densidade na fase anterior à floração foi observado em todas as populações, com exceção da população da Santa Genebra-Sombra que sofreu fortes danos pela chuva e da população UNICAMP-Sombra que foi "abafada" pelo capim.

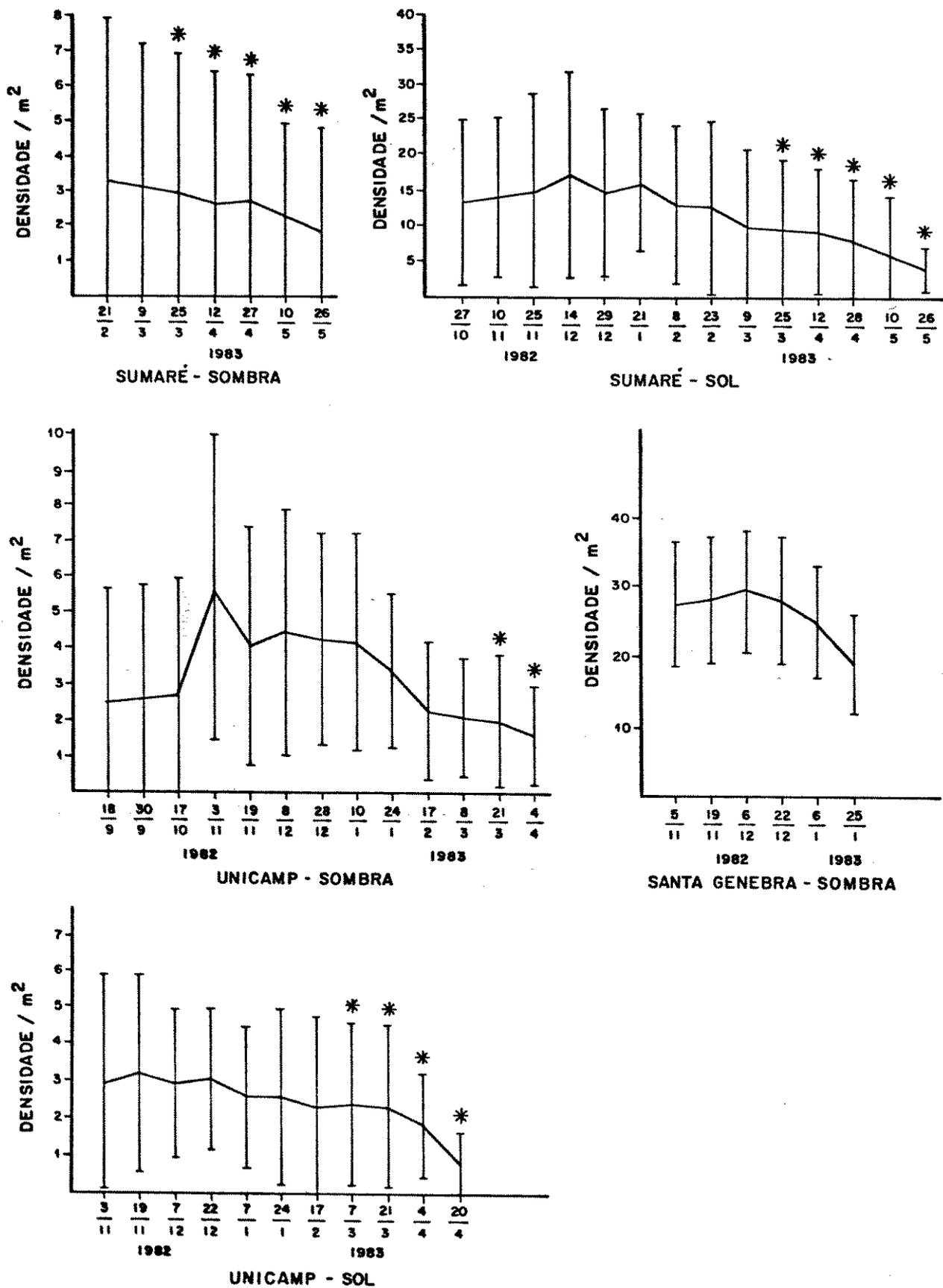


FIGURA 15 - Densidades das populações ao longo do ciclo de vida. Médias e desvios padrões. * Floração e frutificação

O índice de área foliar foi estimado usando os dados de área foliar (m^2) e densidade imediatamente anterior à floração, dando uma medida da área de folhas (m^2) por metro quadrado em cada subárea (Tab.13). A população Santa Genebra-Sombra foi estimada no início do seu desenvolvimento (25/1), uma vez que essa foi muito destruída pelas chuvas e por terceiros após essa data, e não foi possível acompanhar seu desenvolvimento. Nesse caso, não podemos afirmar que a subárea Santa Genebra-Sombra apresenta um índice de área foliar maior do que as outras subáreas, porque os períodos no desenvolvimento são diferentes. A UNICAMP-Sol apresentou um índice de área foliar maior do que a subárea Sumaré-Sol, sendo que esta última também foi muito reduzida pelas chuvas. A subárea UNICAMP-Sol é potencialmente mais conspícua para seus herbívoros do que as demais.

TABELA 13 - Índice de área foliar das subáreas.

SUBÁREAS	UNICAMP -SOL	UNICAMP -SOMBRA	SUMARÉ -SOL	SUMARÉ -SOMBRA	STA.GENEBRA -SOMBRA
Índice de área foliar	0.229	0.040	0.080	0.028	0.436

6. ANÁLISES QUALITATIVAS E QUANTITATIVAS DOS TERPENOS

A curva padrão obtida a partir das análises químicas de *H. suaveolens*, isto é, $C = \text{área/altura} \times \text{tempo}$, descrita na seção III-2, é igual a $C = 0.15170967 \times 10^{-3}$, sendo que o valor de F da análise de variância a partir da regressão é igual a $F (g.l.= 1;5) = 3049.76$ e a probabilidade $P < 0.001$ e o coeficiente de correlação $r = 0.983$.

Devido à alta correlação obtida, todas as áreas dos picos obtidos nas análises químicas, foram calculadas utilizando-se essa constante. Essa constante foi incorporada no programa para os cálculos de massa relativa dos picos, concentrações individuais dos picos e concentrações totais de óleo essencial de cada planta, utilizando-se a equação $A = C \times h \times t$ (Ver Material e Métodos).

A altura do pico do mentol foi corrigida, multiplicando-se pelo fator 1.186, sendo que o desvio padrão deste valor é 0.09. Desse modo, a área do mentol não fica subestimada por causa da "cauda" que se formava à direita.

Foram quantificados 33 picos representando diferentes substâncias químicas na análise cromatográfica de *H. suaveolens* (Fig.16). Foi determinada a natureza química das 14 substâncias representadas pelos picos 1, 3, 5, 8, 10, 11, 12, 14, 16, 18, 23, 28, 30 e 32.

Através das análises das seis populações pode-se observar uma alta variação na composição de terpenos (Fig. 17 e Tab. 14).

O alfa-pineno ocorre em baixas concentrações na maioria das populações, chegando a 1.1% e na população da Santa

Genebra-Sol; enquanto que o canfeno, que também ocorre a uma concentração baixa, é mais abundante nas populações UNICAMP-Sol e Sombra à concentração de 0.9 e 1.6% respectivamente.

O beta-pineno é pouco significativo nas populações de Sumaré, mas ocorre em maiores concentrações nas populações UNICAMP-Sol (2.1%) e UNICAMP-Sombra (1.7%) e também nas populações Santa Genebra-Sombra (2.5%) e Santa Genebra-Sol (3.3%).

Já o alfa-felandreno só chega a 1% na população Santa Genebra-Sol, enquanto que o limoneno possui uma concentração variável entre 2.7 e 7.5% nas diferentes populações.

Suspeita-se que o pico 11 seja beta-felandreno devido aos resultados obtidos por espectrometria de massa acoplada e cromatografia gasosa (GC/MS) e também pelo tempo de retenção quando comparado com o padrão da espécie botânica *Pseudotsuga menziesii*, a qual contém beta-felandreno. Mas como não se dispunha desse padrão puro, a presença desse componente nessas populações de *H. suaveolens* não pode ser confirmada. Esse componente apresenta-se em alta concentração em todas as populações, sendo menos concentrado nas populações da UNICAMP e mais concentrado na área da Santa Genebra (6.4% na Sombra e 7.5% no Sol) do que na área de Sumaré (6.0% na Sombra e 4.7% no Sol).

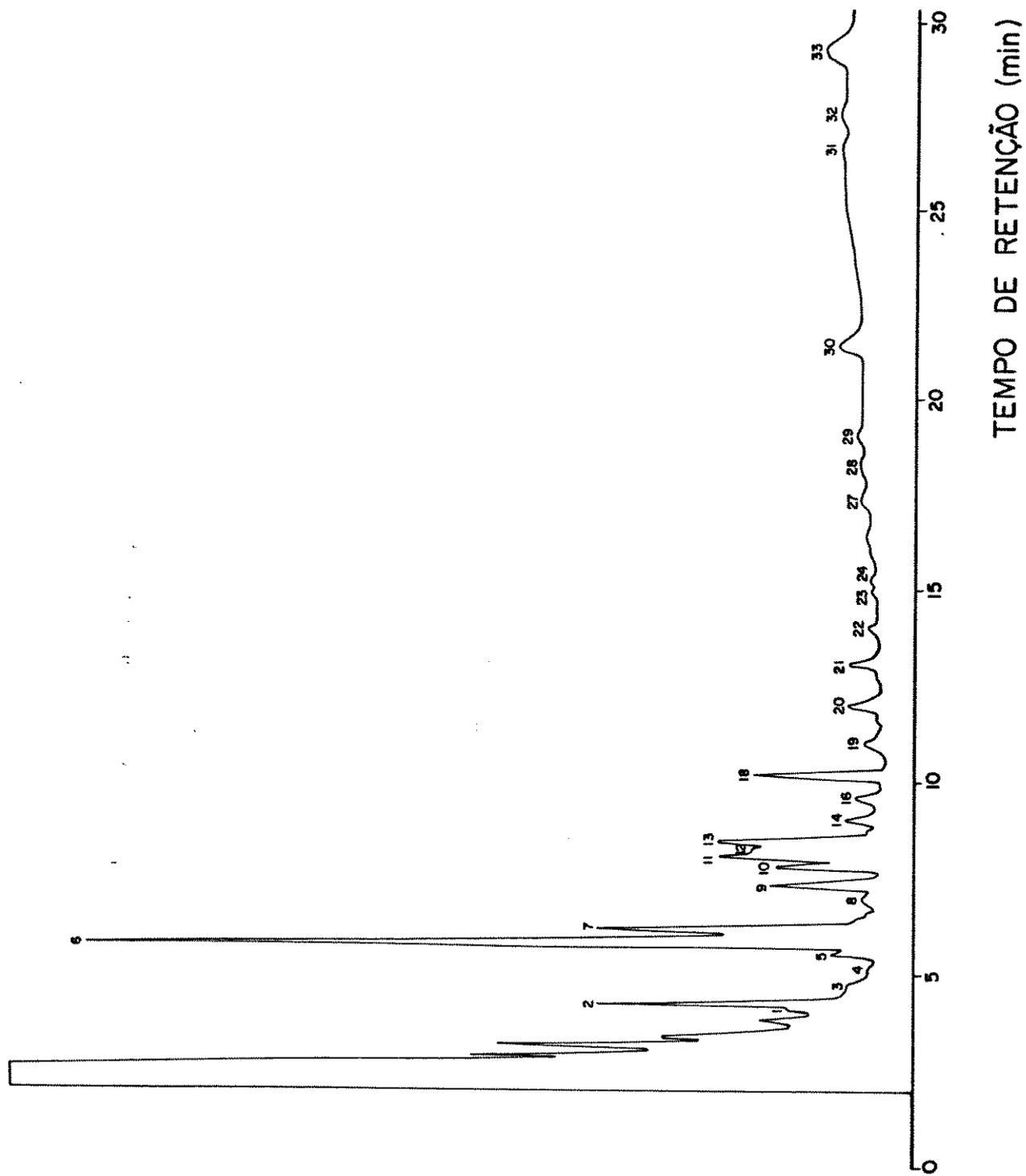


FIGURA 16 - Cromatograma típico de *Hyptis suaveolens* (L.) Poit.

FIGURA 17 - Massa média relativa (%) e desvio padrão dos óleos essenciais das seis populações de *Hyp-
tis suaveolens*.

Picos identificados:

1. alfa-pineno
2. canfeno
3. beta-pineno
8. alfa-felandreno
10. limoneno
11. beta-felandreno (?)
12. cineol, 1-8
14. gama-terpineno
16. cimeno
18. alfa-terpinoleno
23. fenchona
28. cânfora
30. beta-cariofileno
32. alfa-terpineol

TABELA 14 - Média, Variância e Desvio Padrão da massa relativa (%) dos óleos essenciais de Seis Populações de *Hyptis suaveolens*.

P I C O S	C O M P O N E N T E S		PICO 1	PICO 2	PICO 3	PICO 4	PICO 5	PICO 6	PICO 7	PICO 8	PICO 9	PICO 10	PICO 11
			Alfa-Pineno	Canfeno	Beta-Pineno	Alfa-Fe-landreno	Alfa-Fe-landreno	Alfa-Fe-landreno	Beta-Fe-lapdreno	Limoneno			
STA. GENEBRA SOMBRA N = 30	x	0.638	6.984	0.113	0.385	2.480	19.727	9.961	0.631	4.536	4.622	7.566	
	s ²	0.411	11.260	0.018	1.615	5.959	65.599	16.762	0.212	3.819	7.716	11.425	
	s	0.652	3.413	0.137	1.293	2.483	8.238	4.164	0.468	1.988	2.825	3.438	
STA. GENEBRA SOL N = 31	x	1.101	5.093	0.048	0.437	3.263	29.041	8.557	1.050	1.677	7.513	10.370	
	s ²	0.548	6.068	0.027	0.326	8.470	191.251	95.065	0.335	3.867	9.321	13.499	
	s	0.752	2.504	0.166	0.580	2.958	14.058	9.911	0.589	1.999	3.103	3.735	
SUMARÉ SOMBRA N = 30	x	0.225	6.333	0.140	0.190	0.743	17.943	9.454	0.391	2.998	3.431	5.276	
	s ²	0.043	16.872	0.124	0.180	0.106	38.787	24.304	0.053	2.444	0.710	1.848	
	s	0.212	4.178	0.357	0.432	0.331	6.334	5.014	0.234	1.590	0.857	1.383	
SUMARÉ SOL N = 26	x	0.133	9.210	0.075	0.114	0.575	19.709	12.408	0.300	5.558	2.670	5.093	
	s ²	0.076	6.270	0.010	0.015	0.126	20.088	5.855	0.037	1.397	1.134	1.621	
	s	0.281	2.553	0.102	0.126	0.362	4.571	2.467	0.197	1.205	1.086	1.299	
UNICAMP SOMBRA N = 6	x	0.157	8.368	1.560	2.847	1.713	16.628	20.262	0.570	0.265	4.213	3.220	
	s ²	0.009	76.719	0.291	2.400	0.237	146.801	29.306	0.175	0.041	4.478	7.056	
	s	0.102	9.595	0.591	1.697	0.533	13.273	5.930	0.458	0.221	2.394	2.910	
UNICAMP SOL N = 30	x	0.409	7.769	0.902	1.537	2.082	22.463	12.099	0.884	0.825	5.895	6.823	
	s ²	0.293	12.683	0.454	2.522	5.906	155.148	79.163	0.294	0.684	7.441	11.577	
	s	0.551	3.622	0.685	1.615	2.472	12.668	9.049	0.552	0.841	2.774	3.461	

TABELA 14 (Cont.) - Média, Variância e Desvio Padrão da massa relativa(%) dos óleos essenciais de Seis Populações de *Hyptis suaveolens*.

C O M P O N E N T E S	P I C O S		P I C O 12	P I C O 13	P I C O 14	P I C O 15	P I C O 16	P I C O 17	P I C O 18	P I C O 19	P I C O 20	P I C O 21	P I C O 22
	x	s	Gama- Terpineno			Cimeno			Alfa- Terpinoleno			x	s
			Cineol, l-8	P I C O 12	P I C O 13	P I C O 14	P I C O 15	P I C O 16	P I C O 17	P I C O 18	P I C O 19		
STA. GENEBRA	x	s	6.363	7.975	1.801	-	1.332	-	7.569	1.111	2.462	2.271	0.276
SOMBRA	s	s	15.224	7.826	0.743	-	0.449	-	12.291	0.530	1.650	1.164	0.148
N = 30			3.968	2.845	0.877	-	0.681	-	3.566	0.740	1.307	1.097	0.392
STA. GENEBRA	x	s	7.483	3.545	0.882	-	1.037	-	2.782	0.451	0.867	0.756	0.136
SOL	s	s	30.537	12.401	0.642	-	0.969	-	10.831	0.319	1.160	0.961	0.225
N = 31			5.617	3.580	0.814	-	1.001	-	3.345	0.575	1.095	0.997	0.482
SUMARÉ	x	s	5.965	6.011	1.359	0.023	1.176	-	7.888	0.795	1.724	1.630	0.373
SOMBRA	s	s	5.155	7.023	0.594	0.015	0.367	-	17.474	0.297	0.798	0.720	0.673
N = 30			2.309	2.695	0.784	0.126	0.616	-	4.252	0.554	0.909	0.863	0.834
SUMARÉ	x	s	4.735	8.828	1.972	-	1.368	-	9.525	1.261	2.700	2.657	0.377
SOL	s	s	8.110	1.724	0.330	-	0.205	-	13.057	0.243	0.395	0.327	0.155
N = 26			2.904	1.339	0.586	-	0.461	-	3.685	0.502	0.641	0.583	0.401
UNICAMP	x	s	0.622	1.873	0.250	0.995	4.533	0.220	2.288	-	0.058	0.552	2.533
SOMBRA	s	s	0.920	0.345	0.005	0.307	6.730	0.242	0.877	-	0.017	0.059	1.115
N = 6			1.051	0.643	0.076	0.607	2.842	0.539	1.026	-	0.143	0.265	1.157
UNICAMP	x	s	2.577	2.084	0.294	0.442	3.139	0.303	3.836	0.371	0.370	0.925	1.184
SOL	s	s	10.064	2.583	0.158	0.373	7.188	0.164	6.841	0.139	0.244	1.421	2.302
N = 30			3.227	1.635	0.405	0.621	2.727	0.412	2.660	0.379	0.503	1.212	1.543

TABELA 14 (Cont.) - Média, Variância e Desvio Padrão da massa relativa(%) dos óleos essenciais de Seis Populações de *Hyptis suaveolens*.

C O M P O N E N T E S	P I C O S											
	PICO 23	PICO 24	PICO 25	PICO 26	PICO 27	PICO 28	PICO 29	PICO 30	PICO 31	PICO 32	PICO	PICO
	Fenchona			Cânfora			Beta-Cariofileno			Alfa-Terpineol		
STA.GENEBRA	x	0.016	0.018	0.161	0.061	0.831	0.820	0.089	4.32	0.243	1.086	3.531
SOMBRA	s ²	0.007	0.009	0.247	0.052	1.359	0.860	0.055	16.887	0.183	3.601	10.278
N = 30	s	0.088	0.097	0.506	0.232	1.186	0.943	0.239	4.180	0.436	1.930	3.261
STA.GENEBRA	x	0.117	0.278	-	0.188	0.177	0.280	0.085	5.225	0.427	1.422	5.713
SOL	s ²	0.126	0.886	-	1.061	0.304	0.654	0.123	18.217	0.461	12.131	16.206
N = 31	s	0.361	0.957	-	1.047	0.561	0.822	0.356	4.339	0.690	3.541	4.092
SUMARÉ	x	0.581	0.507	-	0.661	0.880	0.850	0.726	5.062	2.745	8.715	5.208
SOMBRA	s ²	1.910	4.418	-	0.461	0.962	1.005	2.478	7.156	10.988	44.663	50.377
N = 30	s	1.406	2.138	-	0.691	0.998	1.020	1.601	2.721	3.371	6.797	7.219
SUMARÉ	x	-	0.025	-	0.040	0.838	0.593	0.220	4.263	0.182	0.373	4.197
SOL	s ²	-	0.015	-	0.022	0.865	0.387	0.107	5.240	0.105	0.387	6.937
N = 26	s	-	0.126	-	0.151	0.948	0.635	0.333	2.334	0.331	0.635	2.686
UNICAMP	x	3.015	6.065	1.123	-	0.320	2.070	5.112	1.715	1.525	1.447	3.892
SOMBRA	s ²	2.796	12.759	0.712	-	0.123	1.531	5.284	7.486	2.432	6.885	36.613
N = 6	s	1.832	3.913	0.925	-	0.384	1.355	2.518	2.997	1.708	2.874	6.628
UNICAMP	x	2.385	2.348	0.624	0.181	1.148	2.407	1.933	4.477	0.829	2.521	3.934
SOL	s ²	7.471	12.436	1.750	0.219	1.918	6.161	3.697	5.705	1.048	5.408	13.350
N = 30	s	2.780	3.587	1.346	0.476	1.409	2.525	1.955	2.429	1.041	2.365	3.716

O gama-terpineno possui uma concentração mais alta nas populações de Sumaré (1.3 e 2%, sombra e sol respectivamente) e Santa Genebra (1.8 e 0.9%, sombra e sol respectivamente).

Já o cimeno ocorre em concentrações mais altas nas populações da UNICAMP-Sol (3.1%) e UNICAMP-Sombra (4.5%) e nas demais variando de 1.0 a 1.4%.

A variação do componente alfa-terpinoleno nas populações é muito alta, indo de 2.3 a 9.5%.

A fenchona só ocorre a uma concentração mais alta nas populações da UNICAMP, assim como a cânfora. E o beta-cariofileno ocorre numa concentração média de 4.7%, sendo que na população da UNICAMP-Sombra ocorre a 1.7% somente.

O alfa-terpineol varia de 1% a 2.5% na maioria das subáreas, sendo muito concentrado na população Sumaré-Sombra (8.7%) e pouco significativo na população Sumaré-Sol.

A substância mais abundante em todas as populações é representado pelo pico 6 que ainda não foi identificado. Além desse, os picos de números 2, 7 e 33 que também não foram identificados, são muito significativos em todas as populações.

A Tabela 15 mostra as estruturas moleculares dos componentes identificados nesse trabalho e de alguns outros terpenos identificados nessa espécie, que foram utilizados como padrões nas identificações químicas, mas não encontrados nas populações estudadas.

TABELA 15 - Estruturas moleculares e fórmula química dos terpenos presentes nas populações estudadas e em outras populações citadas na literatura. Estruturas obtidas de DEVON e SCOTT (1972).

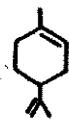
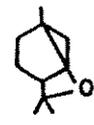
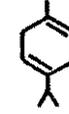
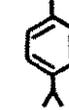
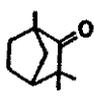
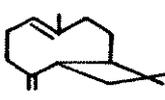
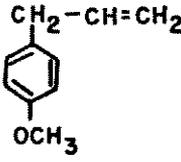
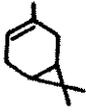
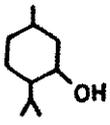
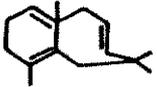
COMPONENTE	PRESENÇA OU AUSÊNCIA NAS POPULAÇÕES ESTUDADAS	FÓRMULA QUÍMICA	ESTRUTURA MOLECULAR
Alfa-pineno	presente	$C_{10}H_{16}$	
Canfeno	presente	$C_{10}H_{16}$	
Beta-pineno	presente	$C_{10}H_{16}$	
Alfa-felandreno	presente	$C_{10}H_{16}$	
Limoneno	presente	$C_{10}H_{16}$	
Beta-felandreno	presente	$C_{10}H_{16}$	
Cineol, 1-8	presente	$C_{10}H_{18}O$	
Gama-terpine-no	presente	$C_{10}H_{16}$	
Cimeno	presente	$C_{10}H_{14}$	
Alfa-terpino-leno	presente	$C_{10}H_{16}$	

TABELA 15 (cont.) Estruturas moleculares e fórmula química dos terpenos presentes nas populações estudadas e em outras populações citadas na literatura. Estruturas obtidas de DEVON e SCOTT (1972).

COMPONENTE	PRESENÇA OU AUSÊNCIA NAS POPULAÇÕES ESTUDADAS	FÓRMULA QUÍMICA ←←	ESTRUTURA MOLECULAR
Fenchona	presente	$C_{10}H_{16}^0$	
Cânfora	presente	$C_{10}H_{16}^0$	
Beta-cariofileno	presente	$C_{15}H_{24}$	
Alfa-terpineol	presente	$C_{10}H_{18}^0$	
Estragole	ausente	$C_{10}H_{12}^0$	
Car-3-eno	ausente	$C_{10}H_{16}$	
Sabineno	ausente	$C_{10}H_{16}$	
Mentol	ausente	$C_{10}H_{20}^0$	
Humuleno	ausente	$C_{15}H_{24}$	

7. OBSERVAÇÕES DE HERBÍVOROS E GRAU DE HERBIVORIA

Foram encontrados diversos herbívoros em *H.suaveolens* como *Pyrausta insignatalis* Guenée (Pyralidae, Piraustinae), *Heliothis virescens* (F.) (Noctuidae, Heliothinae), *Neogene dynaeus* (Hübner), *Pseudoplusia includens* (Walker) (= *P. oo* (Cramer)), *Hedylepta indicata* (Fabricius) e *Homophoeta* spp. (Chrysomelidae, Alticinae) e outros que não foram identificados, uma vez que não foi possível se obter o adulto. As identificações foram feitas pelo Dr. V.O.BECKER, (EMBRAPA-Brasília) com exceção do gênero *Homophoeta*, que foi identificado por A. Begossi.

A lagarta de *Neogene dynaeus* ocorre com menor frequência do que *Pyrausta insignatalis*, a espécie dominante nas diferentes áreas, com exceção da população UNICAMP-Sombra. Entretanto, a lagarta de *Neogene dynaeus* tem um forte impacto sobre a planta, muitas vezes havendo destruição total. Alguns adultos dessa espécie estavam parasitados por *Cotesia* sp (Braconidae, Microgastrinae, Cotesiini), identificada pela Dra.A.M.P. Martins Dias.

Pyrausta insignatalis se instala no ápice dos ramos principal e laterais, destruindo-os. Não chega a causar um forte dano à planta, uma vez que a destruição do ápice foliar promove o desenvolvimento de ramos laterais. Em condições menos frequentes de alta densidade desses herbívoros por planta, pode ocorrer destruição total da planta. Tem sido encontrado normalmente um máximo de uma a duas lagartas por planta e, mais raramente, até cinco. Essas lagartas tecem uma teia, enrolam as folhas e ficam em seu interior protegida

das. Empupam nesse mesmo local. A mobilidade da larva é baixa, de forma que uma vez instalada numa porção da planta, permanece, a não ser em casos em que haja destruição do ápice, ela passa para outro ramo em contato com o ramo atacado.

As outras espécies de herbívoros ocorrem com menor frequência e não parecem exercer um efeito forte sobre as plantas.

Larvas de *Heliothis virescens* foram encontradas em maior número na população Santa Genebra-Sombra. Também ocorrem em Sumaré, sendo que não foram encontradas nas demais.

Pseudoplusia includens foi encontrada em baixa densidade nas populações de Santa Genebra-Sombra e nas de Sumaré. Alimentam-se de folhas adultas não senescentes.

Larvas de *Hedylepta indicata* ocorreram na população da Santa Genebra-Sombra numa densidade maior do que nas populações de Sumaré. Mas em comparação com *Heliothis virescens* e *P. includens*, a densidade é mais baixa.

Besouros adultos de diversas espécies do gênero *Homophoeta* foram encontrados nas populações da Santa Genebra, UNICAMP e Sumaré, em baixas densidades e frequências, não sendo importantes herbívoros dessas populações. Esses coleópteros se alimentavam de folhas adultas de *Hyptis suaveolens*, não senescentes. Comem pequenas porções dos bordos ora de uma, ora de outra folha, sendo pouco prejudicial para a planta.

A Tabela 16 mostra a distribuição e frequências desses herbívoros nas populações estudadas.

TABELA 16 - Frequência de herbívoros observadas se alimentando de *Hyptis suaveolens*.

POPULAÇÃO: ESPÉCIE DE HERBÍVORO	UNICAMP -Sombra	UNICAMP -Sol	SUMARÉ -Sombra	SUMARÉ -Sol	STA. GEN. -Sombra	STA. GEN. -Sol
<i>Pyrausta in signatalis</i>	+	++	+++	++	+++	0
<i>Neogene dy naeus</i>	0	+	++	0	+	0
<i>Heliothis vi rescens</i>	0	0	+	+	++	0
<i>Pseudoplusia includens</i>	0	0	+	+	++	0
<i>Hedylepta indicata</i>	0	0	+	0	++	0
<i>Homophoeta spp.</i>	+	+	+	0	++	0
<i>Não identi- ficadas</i>	+++	++	+	+	++	0

0 - ausente + - em pequeno número ++ - em número razoável

+++ - em grande número

O grau de herbivoria variou fortemente entre populações (Tab.17).

A população UNICAMP-Sombra sofreu um forte ataque de uma lagarta que não foi identificada, uma vez que não empupou. Nessa população, o grau de herbivoria ajustado (GH) foi de 10.48. Essa mesma lagarta foi encontrada com baixa frequência na população UNICAMP-Sol, mas somente três indivíduos foram observados em Sumaré.

A subárea Sumaré-Sol, devido ao impacto de chuvas fortes apresentou um forte decréscimo na densidade das plantas, tornando essa população pouco conspícua para herbívoros. Mesmo assim, as plantas sofreram uma forte herbivoria. A população Sumaré-Sombra, que se instalou na área, três meses depois da Sumaré-Sol, obteve um grau de herbivoria relativamente reduzido.

A população Santa Genebra-Sombra foi muito aparente para os herbívoros, entretanto o grau de herbivoria ajustado foi baixo comparado com as outras áreas. A população Santa Genebra-Sol, localizada sob o algodão, era pouco conspícua e apresentou um ciclo de vida extremamente curto, não sendo observada a presença de herbívoros; o que também pode ter sido um efeito de aplicação de inseticidas.

TABELA 17 - Grau de herbivoria, coeficiente de herbivoria e grau de herbivoria ajustado das seis populações sujeitas a diferentes intensidades luminosas.

POPULAÇÕES	\overline{GH}	K	GH'
UNICAMP-SOL	5.27	0.50	2.63
UNICAMP-SOMBRA	19.41	0.54	10.48
SUMARÉ-SOL	8.75	0.48	4.20
SUMARÉ-SOMBRA	7.38	0.37	2.73
SANTA GENEVRA-SOL	0	0	0
SANTA GENEVRA-SOMBRA	9.62	0.22	2.12

Pode-se observar que, apesar da população Santa Genebra-Sombra apresentar uma frequência de herbívoros alta, o grau de herbivoria ajustado não é elevado neste local. Isto é devido a área foliar ser muito grande, e os herbívoros, embora frequentes, não representam um prejuízo muito alto para a população.

Foi feita uma correlação entre área foliar média das populações e grau de herbivoria ajustado e também entre índice de área foliar e grau de herbivoria ajustado (Tab.18). O esperado seria haver um grau de herbivoria mais intenso em áreas mais conspícuas para os herbívoros. Entretanto, os resultados indicam que em nenhum dos dois casos existe uma relação. A população UNICAMP-Sombra não foi incluída nessas análises, em função do pequeno número de indivíduos amostrados. Na relação entre índice de área foliar/GH' a população Santa Genebra-Sol foi omitida, porque não foi estimada a sua densidade.

TABELA 18 - Coeficientes de correlação, valores de F e a probabilidade das análises de variância a partir das regressões entre área foliar média por planta e grau de herbivoria ajustado e entre índice de área foliar e grau de herbivoria ajustado.

	r	F (g.l.=1;3)	P
ÁREA FOLIAR MÉDIA X GH'	-0.116	0.041	0.852
ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR x GH'	-0.647	1.443 (g.l.=1;2)	0.353

8. DESENVOLVIMENTO DE HERBÍVOROS SUJEITOS À DIFERENTES DIETAS

Os resultados dos experimentos realizados com larvas de 3 gerações diferentes de *Pyrausta insignatalis* estão indicados na Tabela 19. Um lote foi submetido a uma dieta de uma mesma planta e o outro foi alimentado com 30 plantas diferentes de *Hyptis suaveolens*. O objetivo era se verificar se as larvas sujeitas a uma dieta de mesma composição sofririam um efeito menor ao longo das gerações do que larvas que se desenvolviam sob diferentes composições de dietas.

TABELA 19 - Pesos médios (mg) de pupas de *Pyrausta insignatilis* formadas de larvas coletadas no campo e durante duas gerações de laboratório, sujeitas à dieta de mesma composição e de composições diferentes.

TRATAMENTO	MESMA COMPOSIÇÃO	DIFERENTES COMPOSIÇÕES
Larvas coletadas no primeiro estágio no campo	\bar{x} = 22.479 s = 2.555 c.v.=11.37 n = 23	\bar{x} = 22.092 s = 3.385 c.v.= 15.32 n = 47
1ª Geração	\bar{x} = 21.253 s = 2.355 c.v.=11.08 n = 33	\bar{x} = 19.440 s = 3.032 c.v.= 15.6 n = 28
2ª Geração	\bar{x} = 18.112 s = 3.297 c.v.=18.2 n = 18	\bar{x} = 19.207 s = 3.179 c.v.= 16.55 n = 18

Uma análise de variância para dois fatores mostra diferenças significativas entre as gerações (F (g.l.=2;161) = 18.17 e $P = 0.001$), entretanto falta diferenças entre composições (F (g.l.=1;161) = 1.56, $P = 0.214$) e evidência para interação (F (g.l.=2;161) = 2.71 e $P = 0.070$).

A série de experimentos montada com larvas do primeiro estágio de *Spodoptera latifascia* resultou em cem por cento de mortalidade, tanto para o lote que recebeu dieta da mesma composição química, como para o lote que recebeu diferentes dietas. O controle alimentado em *Ipomoea* teve cem por cento de sobrevivência, sendo que as lagartas apresentaram um ótimo desenvolvimento. As lagartas no terceiro estágio tiveram um atraso no seu desenvolvimento em relação ao controle de mais ou menos 10 dias, apresentando uma taxa alta de mortalidade. Essa mortalidade foi maior para o tratamento com diversas composições químicas em relação ao lote que recebia dieta de uma mesma composição. Não foi possível estimar o peso de toda a amostra que alcançou o estágio de pupa, devido a perda da criação provocada por inseticida que infiltrou no laboratório.

9. HERBIVORIA, VARIAÇÃO NA COMPOSIÇÃO E ÁREA FOLIAR

É esperado que uma maior variação química pode fornecer proteção às populações vegetais e conseqüentemente reduzir o grau de herbivoria. Também, um grau de herbivoria maior, devido a condições microambientais favoráveis, pode selecionar genótipos mais protegidos quimicamente.

Foi feita uma série de correlações de modo a verificar que parâmetros estão relacionados nessa espécie.

Para se correlacionar a herbivoria e a variação na composição foram adicionadas as variâncias das massas relativas dos componentes químicos de cada população apresentados na Tabela 14. O grau de herbivoria ajustado e a somatória das variâncias se encontram na Tabela 20.

TABELA 20 - Somatória das variâncias da massa relativa dos componentes químicos, grau de herbivoria ajustado e porcentagem média do conteúdo de terpenos, variância e desvio padrão para seis populações de *Hyptis suaveolens*.

POPULAÇÕES	Σs^2	GH'	% TOTAL DE ÓLEOS ESSENCIAIS
SUMARÉ-Sol N = 26	75.240	4.20	\bar{x} = 0.05 s^2 = 0.001 s = 0.03
SUMARÉ-Sombra N = 30	242.908	2.73	\bar{x} = 0.06 s^2 = 0.004 s = 0.07
SANTA GENEBRA -Sol N = 31	436.991	0	\bar{x} = 0.08 s^2 = 0.003 s = 0.05
SANTA GENEBRA -Sombra N = 30	198.359	2.12	\bar{x} = 0.04 s^2 = 0.001 s = 0.03
UNICAMP-Sol N = 30	366.805	2.63	\bar{x} = 0.06 s^2 = 0.002 s = 0.05
UNICAMP-Sombra N = 6	354.751	10.48	\bar{x} = 0.13 s^2 = 0.008 s = 0.09

A reta de regressão entre variância e grau de ataque ajustado (Fig.18) apesar de possuir uma probabilidade um pouco maior do que 0.05, sugere que existe uma relação real entre essas duas variáveis.

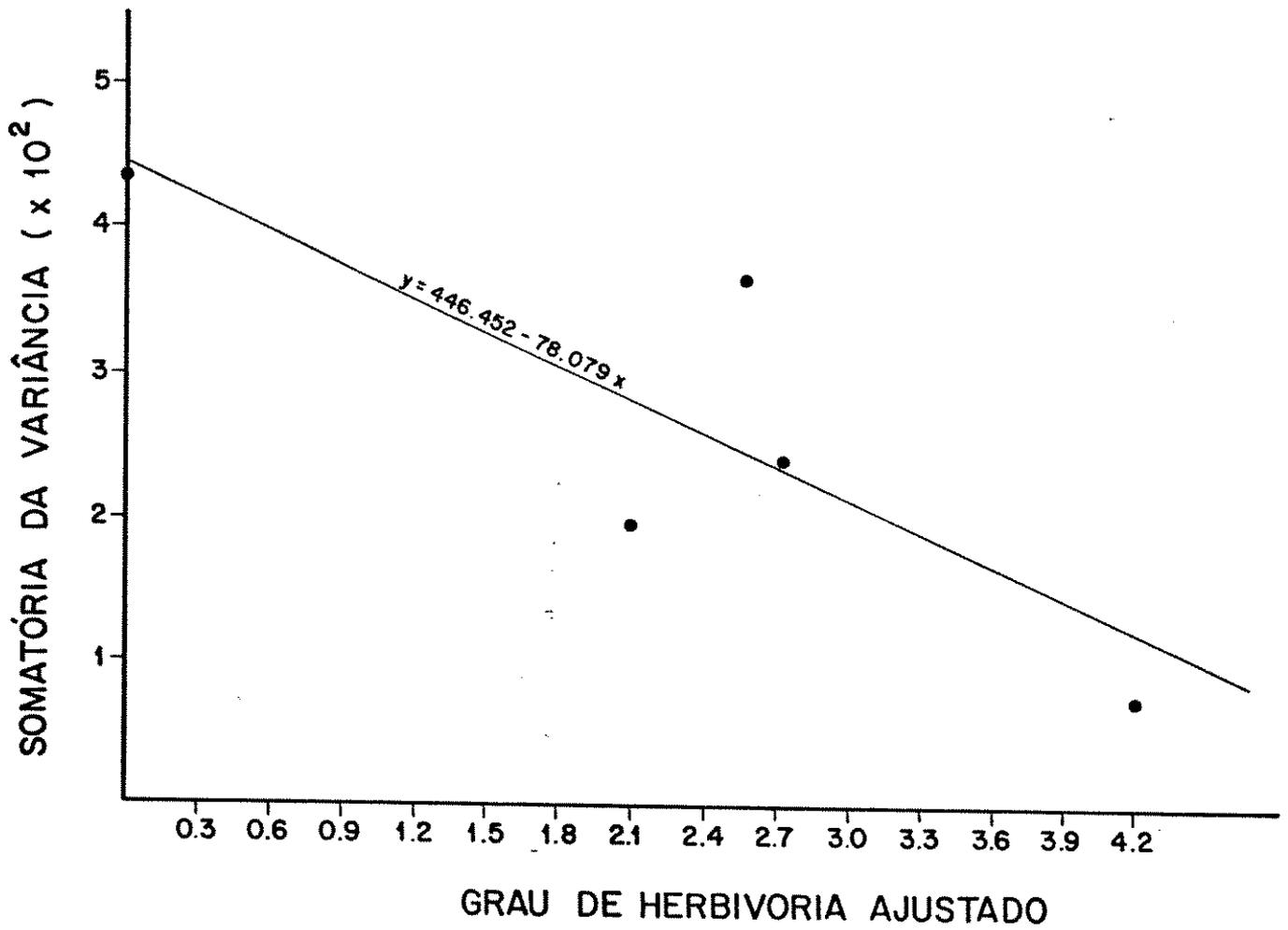


FIGURA 18 - Regressão entre a somatória das variâncias da composição de terpenos e o índice de herbivoria ajustado ($r = - 0.834$, $P = 0.08$).

A população UNICAMP-Sombra não é considerada nas análises de regressão devido ao pequeno número de indivíduos amostrados (N=6) e ao fato de ser uma população sujeita ao segundo ano de sucessão.

Podemos observar também, através das porcentagens totais de óleos essenciais nas seis populações (Tabela 20), que com exceção da população UNICAMP-Sombra, temos uma porcentagem média mais ou menos regular, embora a variância seja grande nas populações. A relação entre porcentagem total de óleos essenciais e grau de herbivoria ajustado (UNICAMP-Sombra foi omitida) não é significativa ($r = 0.678$, $P = 0.21$). Essa relação foi observada também no campo, onde plantas bem desenvolvidas, quando analisadas quimicamente, apresentaram uma baixa porcentagem de óleos essenciais, enquanto que indivíduos que apresentavam um certo grau de herbivoria, quando quantificados seus terpenos, mostraram uma alta porcentagem. Isso pode indicar que óleos essenciais atraem herbívoros ou que herbívoros induzem a produção de óleos essenciais nas plantas atacadas.

A Tabela 21 apresenta correlações entre porcentagem total de óleo essencial e área foliar, para as plantas de cada subárea, indicando que essas duas variáveis não estão relacionadas.

TABELA 21 - Correlações entre porcentagem total da óleo essencial e área foliar total estimada das plantas amostradas nas subáreas, valores de F e a probabilidade das análises de variância a partir das regressões e número de plantas amostradas.

POPULAÇÕES	Nº de plantas amostradas n	Coefficiente de correlação r	Nível de probabilidade P
UNICAMP-Sombra	6	0.180	0.73
UNICAMP-So1	25	-0.190	0.36
SUMARÉ-Sombra	30	0.072	0.71
SUMARÉ-So1	26	0.014	0.95
SANTA GENE-BRA-Sombra	30	0.027	0.89
SANTA GENE-BRA-So1	31	0.079	0.67

Uma vez que a quantidade de óleos essenciais não está correlacionada significativamente com o grau de herbivoria nas populações, procurou-se examinar se os componentes isoladamente apresentavam uma correlação com grau de herbivoria ajustado. Para tal, foram escolhidos os componentes mais concentrados como o beta-pineno, limoneno, beta-felandreno, cineol, 1-8, cimeno, alfa-terpinoleno, e beta-cariofileno, além dos picos de números 2, 6, 7, 9, 13, e 33 não identificados.

Os únicos componentes que estão relacionados com o grau de herbivoria populacional, e aqui negativamente, são o beta-pineno e o beta-felandreno – o pico 6 é quase significativo (Tabela 22) – os quais indicaram que o grau de herbivoria é menor quando a concentração destas substâncias é maior. Uma vez que treze comparações independentes foram realizadas, torna-se provável que diferenças "significativas" podem ocorrer por acaso.

TABELA 22 - Coeficiente de correlação entre porcentagem média dos componentes químicos mais abundantes nos óleos essenciais e grau de herbivoria ajustado das populações de *Hyptis suaveolens*.

COMPONENTES	r	P
Pico 2	0.048	0.939
Pico 5 Beta-pineno	-0.966	0.007*
Pico 6	-0.870	0.055
Pico 7	-0.452	0.445
Pico 9	0.769	0.129
Pico 10 Limoneno	-0.806	0.099
Pico 11 beta-felandreno	-0.921	0.026*
Pico 12 cineol, 1-8	-0.750	0.144
Pico 13	0.224	0.716
Pico 16 Cimeno	0.121	0.846
Pico 18 Alfa-terpinoleno	0.712	0.177
Pico 30 Beta-cariofileno	-0.784	0.116
Pico 33	-0.450	0.447

* Os componentes destacados apresentam correlação significativa ao nível de 5%.

Além dessas análises foram feitas também entre a somatória da variância química/área foliar média, somatória da variância química/índice de área foliar, área foliar média/porcentagem média de terpenos, índice de área foliar/porcentagem média de terpenos e somatória da variância química / porcentagem média de terpenos para todas as populações, com exceção da UNICAMP-Sombra. A população Santa Genebra-Sol também foi omitida para as relações de índice de área foliar em vista da ausência de dados de densidade. Os valores dessas variáveis se encontram na Tabela 23 e os resultados na Tabela 24. Nenhuma dessas correlações é significativa.

TABELA 23 - Área foliar média, índice de área foliar, grau de herbivoria ajustado (GH'), somatória da variância química ($\sum S^2$) e porcentagem total de óleos essenciais (%) das 6 populações.

POPULAÇÕES	Área foliar média	Índice de área foliar	GH'	$\sum S^2$	% de óleos essenciais
UNICAMP-Sol	955.27	0.229	2.63	366.805	0.06
UNICAMP-Sombra	182.24	0.040	10.48	354.751	0.13
SUMARÉ-Sol	79.65	0.080	4.20	75.24	0.05
SUMARÉ-Sombra	86.85	0.028	2.73	242.908	0.06
SANTA GENE-BRA-Sol	251.714	-----	0	436.991	0.08
SANTA GENE-BRA-Sombra	232.12	0.436	2.12	198.359	0.04

TABELA 24 - Coeficientes de correlação, graus de liberdade e os valores de F e a probabilidade da análise de variância a partir da regressão das relações.

	n	r	P
Somatória da variância química x área foliar média	5	0.340	0.58
Somatória da variância química x índice de área foliar	4	0.190	0.81
Porcentagem total de óleos essenciais x área foliar média	5	-0.257	0.68
Porcentagem total de óleos essenciais x índice de área foliar	4	-0.709	0.29
Porcentagem total de óleos essenciais x somatória da variância química	5	0.790	0.11

I V - D I S C U S S Ã O

1. POLIMORFISMO QUÍMICO

As proporções dos componentes químicos dos óleos essenciais de *Hyptis suaveolens* identificados nesse trabalho diferem muito dos resultados obtidos para outras regiões geográficas.

GOTTLIEB *et al.* (1981) analisaram indivíduos dessa espécie que ocorrem na Amazônia (Manaus-AM) e obtiveram como componente principal o 1-8, cineol (37%) seguido do beta-pineno (18.7%), alfa-pineno (2.0%), felandreno (1.2%) e 33.8% de sesquiterpenos. Enquanto que LUZ *et al.* (1984), também na Amazônia (Aripuanã-MT) obtiveram como componente principal o 1-8 cineol, seguido do γ -elemento e beta-cariofileno, além dos componentes alfa-pineno, canfeno, mirceno, alfa-felandreno, alfa-terpineno, beta-ocimeno, gama-terpineno, alfa-terpinoleno, linalol, cânfora, borneol, 4-terpineol, alfa-terpineol, germacreno C, δ -elemento, beta-bourboneno, beta-elemento, alfa-humuleno, aromadendreno e alfa-guaieno em concentrações menores.

As plantas analisadas na Venezuela por FLORES e MEDINA (1970) apresentaram como componente principal a fenchona (42.3%) e limoneno (13.5%) além de gama-terpineno (5.1%), beta-pineno (3.2%), para-cimeno (2.2%), canfeno (0.8%) e outros cinco monoterpenos, 11 sesquiterpenos e 3 diterpenos

que não foram identificados.

Os resultados obtidos por CRAVEIRO *et al.* (1981) em plantas do Nordeste do Brasil, tem como componente principal o 1,8-cineol seguido do γ -elemeno, car-3-eno, 2 monoterpenos não identificados, beta-cariofileno, além de outros compostos em concentrações menores como: alfa-terpinoleno, alfa-terpineol, fenchona, gama-terpineno, gama-terpineol, estragol, humuleno, e outros que não foram identificados.

GILDEMEISTER e HOFFMAN (1961) obtiveram como componente principal do óleo de plantas das Filipinas, o mentol; e as plantas da Índia apresentaram 1-sabineno como componente principal (31%), junto com 12% de d-limoneno, 17% de azulenos e 40% de sesquiterpenos e alcoois-sesquiterpênicos, sendo que esses alcoois-sesquiterpênicos devem pertencer ao grupo dos azulenos, uma vez que a reação com o bromo resulta em um azul escuro. Resultados idênticos aos da Índia apresentados por GILDEMEISTER e HOFFMAN (1961) foram obtidos por NAYAK e GUNA (1952) em plantas de Bangalore (Índia), sendo constatada a ausência do mentol na composição dessas plantas.

É importante notar que o componente principal obtido a partir de plantas da Amazônia por GOTTLIEB *et al.* (1981) e LUZ *et al.* (1984), o 1-8, cineol, coincide com o obtido por CRAVEIRO *et al.* (1981) para as plantas do Nordeste, sendo que as outras regiões apresentaram resultados divergentes.

Dos compostos encontrados no atual estudo, o alfa-pineno, que também foi identificado nas plantas da Amazônia a 2% e 1.46% (GOTTLIEB *et al.* 1981 e LUZ *et al.* 1984), era pouco concentrado nas populações estudadas, assim como o canfe

no, identificado apenas nas plantas da Venezuela a 0.8% (FLORES e MEDINA 1970) e Amazônia (Aripuanã-MT) a 0.25% (LUZ *et al.* 1984). Portanto, tratam-se de componentes que ocorrem em baixas concentrações nessa espécie.

O beta-pineno ocorre em altas concentrações em plantas da Amazônia (18.7%) (GOTTLIEB *et al.* 1981), mas em baixas concentrações (3.2%) nas plantas da Venezuela (FLORES e MEDINA 1970). Nesse trabalho foi encontrada concentrações próximas às da Venezuela nas populações da Santa Genebra, sendo que nas demais a concentração foi mais baixa.

Já o alfa-felandreno ocorre em baixas concentrações (<1%) em todas as populações estudadas em São Paulo, enquanto que o beta-felandreno ocorre à uma concentração > 3%. GOTTLIEB *et al.* (1981) identificaram felandreno nas plantas da Amazônia à baixas concentrações sem indicarem se é alfa ou beta. LUZ *et al.* (1984) detectou o alfa-felandreno a 0.93% na Amazônia (Aripuanã-MT), sendo o beta-felandreno ausente.

O Limoneno foi bem representado nas plantas estudadas nesse trabalho, e ocorreu em concentrações ainda maiores nas plantas da Índia (NAYAK e GUHA 1952; GILDEMEISTER e HOFFMAN 1961) e da Venezuela (FLORES e MEDINA 1970).

O gama-terpineno foi encontrado em concentrações maiores nas plantas da Venezuela por FLORES e MEDINA (1970) do que nas populações estudadas, enquanto que as plantas do Nordeste e da Amazônia (Aripuanã-MT) apresentaram concentrações menores (CRAVEIRO *et al.* 1981 e LUZ *et al.* 1984) respectivamente. Em contraste, o cimeno esteve presente nas populações da UNICAMP em quantidade mais significativa do que nas plantas da Venezuela analisadas por FLORES e MEDINA (1970).

As concentrações do alfa-terpinoleno nas populações

de estudo foram muito mais altas do que nas plantas do Nordeste (CRAVEIRO *et al.* 1981) e da Amazônia (Aripuanã-MT) (LUZ *et al.* 1984).

Apesar da fenchona ser o componente principal das plantas da Venezuela (FLORES e MEDINA 1970) ocorre em baixas concentrações nas plantas do Nordeste (CRAVEIRO *et al.* 1981) e apenas nas populações da UNICAMP ocorre à uma concentração maior do que 1%.

A cânfora foi identificada anteriormente como componente de *Hyptis suaveolens* apenas por LUZ *et al.* (1984) para plantas da Amazônia (Aripuanã-MT), à uma concentração de 1.56%. Sua presença foi comprovada em todas as populações estudadas, sendo mais abundante nas populações da UNICAMP do que na Amazônia.

O beta-cariofileno é um dos componentes principais das plantas da Amazônia (Aripuanã-MT) (LUZ *et al.* 1984), sendo muito significativo também nas plantas do Nordeste (CRAVEIRO *et al.* 1981). Nas populações de estudo ocorre à uma concentração menor que 1%, sendo inferior às das regiões acima.

O alfa-terpineol foi encontrado em baixas concentrações na maioria das populações, do mesmo modo que nas plantas do Nordeste (CRAVEIRO *et al.* 1981) e da Amazônia-Aripuanã (LUZ *et al.* 1984), com exceção da população Sumaré-Sombra que apresentou 8.7% de alfa-terpineol.

O sabineno e o car-3-eno, que são os componentes principais das plantas da Índia (NAYAK e GUHA 1952 e GILDEMEISTER e HOFFMAN 1961) e Nordeste (CRAVEIRO *et al.* 1981), não foram detectadas nas populações estudadas. É possível que o pico 6, que foi o mais concentrado nas populações estudadas e que não foi possível identificar, represente uma mistura

de dois ou mais monoterpenos dos quais o car-3-eno faça parte. Essa suposição deve-se à proximidade do pico do car-3-eno com o pico 6 na análise cromatográfica. Seriam necessárias maiores investigações químicas com uma coluna cromatográfica de melhor resolução para resolver esta questão.

Nota-se que existe uma variação muito grande na composição química dessa espécie. LUZ *et al.* (1984) também verificaram diferenças na composição química de *Hyptis mutabilis* entre Aripuanã-MT e Taciategua-PA e atribuíram essas diferenças à fatores ecológicos não mencionados pelos autores. Além de variação microgeográfica, observamos nesse trabalho que uma variação considerável ocorre também dentro de populações.

Existem evidência limitada quanto à ação de determinados terpenóides isolados contra herbívoros e patógenos, e muito pouco se conhece sobre a interação de dois ou mais compostos.

O alfa-pineno, em determinadas concentrações, pode agir como repelente ou irritantes tópicos para insetos (BRATTESTEN *et al.* 1977). O limoneno e o mirceno são conhecidos como causadores de mortalidade em besouros da família Scolytidae que atacam pinheiros da espécie *Pinus ponderosa*. Mais ainda, os vapores do limoneno são altamente tóxicos no campo e no laboratório (SMITH 1966). Essa propriedade do limoneno pode ser um fator resultando em maior concentração em folhas jovens, como foi verificado em *Hedeoma Drummondii* (Labiatae) (FIRMAGE e IRVING 1979), embora haja indícios em *Mentha piperita* que a razão entre limoneno/cineol, sujeita à controle genético, aumente com a maturação da planta (SMITH e LEVI 1961).

Nesse trabalho, os resultados da relação entre concentração de limoneno e do pico 6 (não identificado) e grau de herbivoria nas populações, apesar de não ser significativo à nível de 0.05% de probabilidade, apresentou níveis próximos, sugerindo que estas duas variáveis estejam relacionadas. O beta-pineno e o beta-felandreno estão significativamente correlacionados com grau de herbivoria, sendo que quando ocorre em altas concentrações na planta, a herbivoria é menor.

Em um estudo dos efeitos alelopáticos de *Artemisia californica* sobre *Madia sativa*, HALLIGAN (1975) demonstrou que a cânfora é o componente mais tóxico, seguido de 1-8, cineol, sendo que o beta-pineno, borneol e o cariofileno possuem menor toxidez. P o d e - s e n o t a r q u e , c o m e x c e ç ã o d o b o r n e o l , t o d a s a s outras substâncias ocorrem em *H. suaveolens*.

Em contraste, no aspecto de herbivoria, folhas de *Satureja douglasii* que possuem maiores concentrações de cânfora, são mais palatáveis para a lesma *Ariolimax dolichophallus*, um herbívoro generalista (RICE, LINCOLN e LANGENHEIM 1978).

A toxidez das substâncias variam muito de uma espécie para outra.

Quanto ao aspecto de variação de terpenos, os resultados de estudos de duas populações de *Hymenaea stigonocarpa* no Brasil Central evidenciam que a mudança de alguns terpenos na mistura composicional podem ter efeitos antiherbívoros significativos. Nessas populações, o ataque do lepdóptera *Stenoma ferrocannela* iniciou-se quando a concentração de sesquiterpenos das folhas decaiu durante o desenvolvimento foliar.

Havia uma relação negativa significativa entre ataque

foliar e o nível de cariofileno em uma das populações, e com muurolene na outra população (LANGENHEIM e HALL 1983). Esses resultados coincidem com os obtidos em experimentos de laboratório, em que ocorreu uma alta taxa de mortalidade em *Spodoptera exigua* quando esta foi sujeita a altas concentrações de cariofileno (LANGENHEIM *et al.* 1980). Esses dados mostram que a herbivoria pode ser uma causa da variação da resina foliar dessa espécie.

Existem também fortes evidências de que insetos se adaptaram a plantas individuais em pinheiros (EDMUNDS e ALSTAD 1978). Quando eram transferidos de uma árvore para outra com composição química diferente, ocorria uma diminuição na sobrevivência do inseto, sugerindo que a variação de monoterpenos no xilema, córtex e folhas de pinheiros representava defesas antiherbívoros ou antipragas.

No futuro, seria interessante realizar experimentos com herbívoros de *H. suaveolens* utilizando diferentes concentrações, simples e combinadas, dos componentes que ocorrem nesta planta de forma a se avaliar os efeitos defensivos dessas substâncias.

Quanto ao rendimento de óleo essencial nas populações estudadas, este se apresentou de uma maneira mais ou menos uniforme, sendo que foi obtido um rendimento médio de 0.07%, semelhante às plantas da Índia (0.06%) (NAYAK e GUHA 1952 e GILDEMEISTER e HOFFMAN 1961) e da Venezuela (0.048% (FLORES e MEDINA 1970)). Os indivíduos analisados nas Filipinas e em Java (GILDEMEISTER e HOFFMAN 1961) apresentaram um rendimento bem menor, de 0.0135 e 0.025% respectivamente, enquanto que as plantas do Nordeste (CRAVEIRO *et al.* 1981) apresentaram um rendimento alto de 0.5% e as da Amazônia, na região de

Manaus (AM) (GOTTLIEB *et al.* 1981) teve um rendimento de 0.43% e na região de Aripuanã (MT) (LUZ *et al.* 1984) o rendimento foi de 0.6%.

Foram observadas ainda, variações sazonais nos rendimentos do óleo das plantas da Índia, sendo de 0.05% em setembro e 0.07% em novembro (NAYAK e GUHA 1952 e GILDEMEISTER e HOFFMAN 1961).

A produção de óleo essencial por *H. suaveolens* parece ser controlada por determinadas concentrações de hormônios como ácido giberélico, ácido naftilacético e escatol, conforme experimentos de laboratório realizados por BHARGAVA e SINHA (1967).

É importante observar que as plantas do Nordeste e da Amazônia apresentaram rendimentos de óleo essencial bem superiores às outras localidades. Isso poderia ser explicado pelo fato que populações da floresta pluvial equatorial provavelmente são sujeitas à fortes pressões seletivas por agentes bióticos (herbívoros, doenças, etc.) (JANZEN 1970, 1973c; LEVIN 1975). Também, estes fatores selecionam a produção e diversificação de defesas químicas como tem sido demonstrado em crucíferas por FEENY (1977) e para o gênero *Hy menaea* por LANGENHEIM *et al.* (1977), STUBBLEBINE e LANGENHEIM (1980) e outros. Com a diversificação de substâncias secundárias em diferentes plantas, organismos fitófagos podem se especializar nestas, assim provocando uma grande diversidade terrestre (EHRLICH e RAVEN 1964 e RICE *et al.* 1978). JANZEN (1981) sugere que a especificidade do herbívoro à sua planta hospedeira represente uma resposta evolutiva a essas substâncias químicas.

Na ausência de pressões de herbivoria, seria mais van-

tajoso para a planta alocar mais recursos para produção de sementes e desenvolvimento ao invés de sistemas antiherbívoros. Mas na presença de pressões de herbivoria, seria vantajoso produzir mecanismos de defesa (CATES 1975).

Populações impalatáveis de plantas tendem a distribuir-se em áreas onde a pressão de herbívoros é alta, como observado em *Quercus robur* (FEENY 1970), *Asarum caudatum* (CATES 1975), *Satureja douglasii* (RICE *et al.* 1978 e LINCOLN e LANGENHEIM 1979).

2. INTERAÇÃO PLANTA-HERBÍVOROS

Os experimentos realizados com *Pyrausta insignatalis* demonstraram que não existem diferenças entre o peso médio de pupas produzidas de larvas alimentadas com 30 plantas diferentes de *Hyptis suaveolens* (várias composições) e com uma mesma planta (mesma composição química).

Esses resultados, juntamente com observações de campo, reforçam a idéia que *P. insignatalis* possa estar bem adaptada à essa planta hospedeira.

O fato desse herbívoro se alimentar dos ápices caulinares onde o número de pêlos e provavelmente a concentração de terpenos é maior, sugere que esses terpenos não atrapalham o seu desenvolvimento, ou que esses tecidos mais nutritivos compensam qualquer efeito negativo. Muitos herbívoros parecem preferir as partes mais nutritivas de suas plantas hospedeiras (FREELAND e JANZEN 1974, RHOADES e CATES 1976, CATES e RHOADES 1977, e CATES 1980, 1981).

Portanto os indícios dos experimentos com as lagartas de *Pyrausta insignatalis* e observações de campo, sugerem que esse herbívoro tenha se especializado na planta hospedeira de forma que a planta não é tóxica e seu impacto sobre a planta não é maléfico. FEENY (1976) sugere que, dentro de certos limites, raramente excedidos, a variação nas concentrações de compostos defensivos nas ervas dos primeiros estágios sucessionais, como é o caso de *H. suaveolens*, tem pouco ou nenhum efeito no desenvolvimento e aptidão de inimigos os quais se adaptaram para aquela espécie de planta. Os resultados indicam que isto parece ser o caso de *P. insignata*

talis.

O experimento com *Spodoptera latifascia* mostra que tem um retardamento no desenvolvimento de lagartas alimentadas de *H. suaveolens*. Este tipo de efeito em espécies não especializadas resulta em um período maior de exposição à ação de predadores e parasitas em situações naturais, aumentando a taxa de mortalidade. A variação composicional dos terpenos possivelmente dificulta essa adaptação para o uso eficiente da planta. O número maior de mortes ocorrida no lote de indivíduos sujeitos a dietas de várias composições químicas apoia esta sugestão.

PRICE *et al.* (1980) anota que o prolongamento do desenvolvimento de um herbívoro causado por taninos na sua dieta está associado a uma diminuição da resistência a patógenos. Este fenômeno foi documentado por STUBBLEBINE e LANGENHEIM (1977) para lagartas de *Spodoptera exigua* (Lep.-Noctuidae), que quando sujeitas a dietas com ausência de resinas sesquiterpênicas apresentaram 100% de sobrevivência e em dietas contendo 1.6% de resina (peso seco) apresentaram 50% de mortalidade provocada por vírus.

Com base nos resultados parciais, podemos previamente sugerir que *Hyptis suaveolens* possua um efeito de retardar o desenvolvimento de herbívoros generalistas, embora seria preferível refazer esses experimentos com espécies generalistas que foram encontradas alimentando-se dessa espécie, como: *Heliothis virescens*, *Hedylepta indicata* ou *Pseudoplusia includens*.

Quanto aos mecanismos de desintoxicação, BULL e WHITTEN (1972) discutem o sistema de oxidases de função mista (OFM) e outros sistemas enzimáticos que estão envolvidos na desin

toxicação de inseticidas em *Heliothis virescens*. A utilização de OFM talvez explique a presença de larvas de *H. virescens* em grande escala no algodão, o qual contém terpenos e taninos e, eventualmente em maior número, na população de Santa Genebra-Sombra, localizada próxima à plantação de algodão.

BRATTESTEN *et al.* (1977) fizeram um experimento de indução do sistema MFO com *Spodoptera eridania*. Diversas substâncias testadas por esses autores são monoterpenos de *Hyptis suaveolens*. O (+) - alfa-pineno e o mirceno foram considerados os indutores mais potentes das substâncias testadas, e o (-) alfa-pineno, beta-pineno e canfeno sendo também indutores. O limoneno não é indutor à concentração de 0.1%, mas somente a 0.2%. A indução foi alterada por larvas que se alimentavam por 24 horas em dietas contendo 0.05 ou 0.1% (+) alfa-pineno.

É conhecido também que, ao invés de desintoxicarem as substâncias secundárias ingeridas das plantas hospedeiras, muitos herbívoros compartimentam estas substâncias. Estas tornam-se inócuas para si, e podem ser reutilizadas como defesa contra seus predadores. BEGOSSI (1984) sugeriu este mecanismo para coleópteros do gênero *Homophoeta*, os quais inclusive são herbívoros de *Hyptis suaveolens*.

HOWARD *et al.* (1982) sugerem que a conspicuidade de ovos, larvas e adultos do coleóptero *Gastrophysa cyanea* (Chrysomelidae) foi evoluído devido à proteção que recebe por substâncias terpenóides.

3. RELAÇÃO ENTRE APARÊNCIA E DEFESA QUÍMICA

A área foliar total de *Hyptis suaveolens* era maior no período que antecedia a floração, sendo que após isso, as folhas velhas caíam e novas folhas rebrotavam, porém com áreas foliares menores. Nesta fase, as flores e frutos tornavam-se mais aparentes, sendo observado também no campo, um número menor de herbívoros nessa fase do ciclo de vida das populações.

Dentro de cada população existia uma alta variação individual na área foliar, e observou-se que as plantas de áreas foliares maiores, não eram mais atacadas por seus herbívoros, segundo previsto pelo modelo de aparência de FEENEY (1976) e RHOADES e CATES (1976). Entretanto, foi observado também que as populações com maior biomassa tendiam a ser mais atacadas.

Do mesmo modo, como já discutimos anteriormente, não existiu uma relação entre a concentração total de óleos essenciais e grau de herbivoria, embora baixas concentrações relativas de componentes isolados como beta-pineno, beta-felandreno, e provavelmente do pico 6 e do limoneno correlacionavam com um índice alto de herbivoria.

Populações mais variáveis quimicamente tiveram um grau de herbivoria ajustado menor.

O fato do grau de herbivoria diminuir em função da maior variação na composição de monoterpenos, não está relacionado a uma maior ou menor área foliar nas populações.

Não houve também relações significativas no grau de herbivoria, porcentagem total de terpenos e somatória da va

riância de terpenos entre as populações no sol e na sombra, indicando que as diferenças ambientais não possuem um efeito forte sobre a herbivoria nesta planta.

O número de lagartas de *Pyrausta insignatalis* observadas no campo em plantas de pequena área foliar foi pequeno, enquanto que em plantas que apresentam áreas foliares maiores, encontramos um número de herbívoros proporcionalmente maior. O número de herbívoros dessa espécie por planta parece se encontrar dentro de um equilíbrio com a sua capacidade de suporte segundo o modelo de JANZEN (1973b).

O modelo de LAWTON e SCHRODER (1977), LAWTON (1978), STRONG (1979), STRONG e LEVIN (1979) e LAWTON e STRONG (1981) diz que áreas mais amplas possuem um número maior de herbívoros e maior diversidade do que áreas pequenas, devido à facilidade de encontrá-las e colonizá-las. Foi observado que a Santa Genebra-Sombra, a área de maior extensão invadida por *Hyptis suaveolens*, é a população que tem a maior diversidade de herbívoros. Além disso, foi nessa população que eles apareceram em frequências maiores, mas com estragos menores nas plantas. Talvez a população Santa Genebra-Sol, que surgiu no período final do ciclo de vida da espécie e teve uma duração muito curta, não tenha sido encontrada por herbívoros.

4. POLIMORFISMO E AGROECOSSISTEMAS

FEENY (1976, 1977) aplica o conceito de aparência a um modelo para a agricultura de que a monocultura aumenta a aparência das plantas para herbívoros e patógenos. Segundo esse modelo uma alta diversidade química intra e interespecífica traria consequências benéficas, como a inibição da evolução de resistência por pragas, através do planteio de diferentes linhas resistentes da mesma espécie, e também a rotação de culturas. Essa idéia é apoiada por PIMENTEL e BELLOTTI (1976) através de um experimento feito com a mosca doméstica. Esta espécie desenvolveu resistência ao longo de poucas gerações, quando sujeita à dietas com uma única toxina. Por outro lado, a resistência não evoluiu quando a dieta tóxica era variada.

Além disso, a probabilidade de uma planta ser encontrada pelo herbívoro depende não só de suas características físicas e químicas, distribuição e densidade, mas também da presença de hospedeiras alternativas e não hospedeiras na área vizinha. ATSATT e DOWD (1976) argumentam que plantas próximas entre si que apresentam propriedades repelentes (espinhos, toxinas, odores, etc.), podem fazer com que o herbívoro rejeite sua hospedeira localizada nas proximidades. Ou então, vizinhos atraentes (tóxicos ou nectários) podem diminuir a taxa de herbivoria. Portanto, ambientes heterogêneos podem reduzir a eficiência dos herbívoros e grau de herbivoria dentro de uma determinada área.

Também é muito importante a manutenção de programas de estudos de populações naturais de insetos uma vez que is

to pode conduzir a uma base teórica para desenvolvimento de controle biológico de insetos, pragas e ervas daninhas. O conhecimento dos padrões de resistência natural de plantas silvestres seriam úteis nos cruzamentos de plantas cultivadas (GILBERT 1980). GILBERT (1977) sugere um modelo no qual a erva daninha *Passiflora mollissima*, que é uma praga no Hawaii, possa ser controlada por espécies de *Heliconius* sem o risco de danificar o maracujá *P. edulis*, que se desenvolve em habitats isentos de *Heliconius*.

Os agroecossistemas tropicais não são manejados adequadamente, e uma consequência disto é o rápido desenvolvimento de resistência aos agrotóxicos, muito mais rapidamente que nas zonas temperadas (JANZEN 1973c).

Os resultados obtidos nesse trabalho vem reforçar a idéia de que a variabilidade genética protege populações vegetais contra o ataque de seus herbívoros e, além disso, dificulta a evolução de contra-adaptações em pragas generalistas.

V - CONCLUSÕES

Hyptis suaveolens possui uma grande variação na sua composição química de monoterpenos. Essa variação é tanto intrapopulacional como interpopulacional.

As diferenças interpopulacionais na região de Campinas, S.P. não foram muito grandes, por tratarem-se de áreas próximas; entre regiões distantes como Nordeste, Manaus-AM, Aripuanã-MT, Venezuela, Filipinas, Java e Índia, a composição é bem divergente.

Não houve diferenças significantes na composição química e efeito de herbívoros entre populações do Sol e Sombra, indicando que a intensidade luminosa parece não possuir um efeito direto no processo de defesa contra os herbívoros dessa planta.

Variações químicas intrapopulacionais possivelmente tem um efeito de retardar o desenvolvimento de herbívoros generalistas. O herbívoro *Pyrausta insignatalis* parece ter se especializado em *Hyptis suaveolens* uma vez que a variação nos monoterpenos em *H. suaveolens* não interferem no desenvolvimento desta mariposa.

As populações tornavam-se mais aparentes para seus herbívoros na fase que antecedia a floração. Não foram obtidas correlações positivas entre aparência e intensidade de

herbivoria. Entretanto, observações de campo sugerem q u e existe relação entre aparência e intensidade de herbivoria para herbívoros generalistas.

Os resultados obtidos nesse trabalho reforçam a idéia de que a variabilidade genética em composição química é uma importante estratégia na defesa contra herbívoros, reduzindo a sobrevivência e eficiência destes.

Esse mecanismo poderia também ser utilizado na agricultura para evitar ataques de insetos e reduzir o emprego de inseticidas.

V I - R E S U M O

Os monoterpenos da espécie *Hyp̄tis suaveolens* (L.) Poit. foram analisados qualitativamente e quantitativamente com o objetivo de verificar a variaç̄o na composiç̄o qūmica dentro e entre as populaç̄es de estudo e se avaliar seu papel na defesa contra herb̄voros. As populaç̄es localizam-se no Horto Florestal de Sumar̄-S.P., Campus da UNICAMP-Campinas - S.P., e na Fazenda Santa Genebra - Distrito de Bar̄o Geraldo - Campinas-S.P. Em cada local foi escolhida uma populaç̄o exposta à luz e outra sombreada. Os terpenos demonstram uma grande variaç̄o intrapopulacional, n̄o sendo observada grandes diferenç̄as interpopulacionais, embora quando comparadas com outras regiões geogr̄ficas distantes, fortes diferenç̄as s̄o percebidas.

Foi observado que populaç̄es acompanhadas ao longo de seu desenvolvimento tornavam-se mais aparentes para seus herb̄voros no per̄odo que antecedia a floraç̄o. N̄o foi verificado um forte ataque de herb̄voros nessa fase mais aparente, embora tenha sido observado que a densidade de herb̄voros era maior.

Os resultados obtidos sugerem que a variaç̄o na composiç̄o qūmica possa atrapalhar o desenvolvimento de herb̄voros generalistas. Por outro lado, o herb̄voros *Pyrausta in-*

signatalis Guenée (Lep.-Pyralidae-Pyraustinae) provavelmente adaptou-se bem à planta, parecendo não ser afetado por esses terpenos.

Não foram observadas diferenças químicas ou diferenças em relação à proteção contra herbívoros entre populações no sol e sombra.

Esse trabalho discute a idéia que a variabilidade química dentro de populações vegetais é muito importante como estratégia de defesa contra herbívoros, dificultando também a especialização dos mesmos.

V I I - S U M M A R Y

The terpenes of *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. were analysed qualitatively and quantitatively to evaluate their role in the defense against herbivores, and to determine the degree of intra and interpopulation variation in chemical composition. Populations were studied at the Horto Florestal de Sumaré, Campus of UNICAMP-Campinas, and Fazenda Santa Genebra-Distrito de Barão Geraldo, Campinas, all in the state of São Paulo, Brazil. At each site, a population exposed to full sun light and another in the shade were studied. Strong intrapopulation variation in terpene composition was observed, but interpopulation differences were small, though when compared with other geographic regions, these populations had a composition that was quite distinct.

It was observed that populations accompanied during their development were more apparent to herbivores in the period preceding flowering. Heavy herbivore damage was not detected during this period, although field observations suggested higher herbivore densities.

The results suggest that the variation in chemical composition probably has an effect on the development of generalist herbivores. On the other hand, *Pyrausta insignatalis*

Guenée (Lep.-Pyralidae-Pyraustinae) is probably well adapted to the plant and appears to be resistant to the terpenes.

Differences in chemistry and differences in protection against herbivores were not observed between sun and shade populations.

The importance of genetic variability in populations for protection against herbivory and inhibition of specialization, are discussed.

VIII - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, R.P., 1970. Seasonal variation of terpenoid constituents in natural populations of *Juniperus pinchotii* Sudw. *Phytochemistry*, 9(2): 397-402.
- ARRHENIUS, S.P. & LANGENHEIM, J.H., 1983. Inhibitory effects of *Hymenaea* and *Copaifera* leaf resins on the leaf fungus, *Pestalotia subcuticulares*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 11 (4) : 361-6.
- ATSATT, P.R. & O'DOWD, D.J., 1976. Plant defense guilds . *Science*, 193: 24-9.
- BECK, S.D., 1965. Resistance of plants to insects. *A.Rev. Ent.*, 10: 207-32.
- BEGOSSI, A., 1984. Hábitos alimentares e coloração de advertência em alguns alticíneos (Coleoptera: Chrysomelidae). Campinas. 231p. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas.
- BENSON, W.W.; BROWN JR., K.S. & GILBERT, L.E., 1975. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butter-

- flies. *Evolution*, 29: 659-80.
- BENSON, W.W., 1978. Resource partitioning in passion vine butterflies. *Evolution*, 32(3): 493-518.
- BERENBAUN, M., 1983. Coumarins and caterpillars: a case for coevolution. *Evolution*, 37(1): 163-79.
- BHARGAVA, A.K. & SINHA, A.S., 1967. Effect of plant hormones on the essential oil content of *Hyptis suaveolens* Poit. *Indian J. Pharm.*, 28(4): 134-6.
- BICKFORD, E.D. & DUNN, S., 1972. *Lighting for plant growth*. Kent, Kent State Univ. Pr. 221p.
- BRATTSTEN, L.B.; WILKINSON, C.F. & EISNER, T., 1977. Herbivore-plant interactions: mixed-function oxidases and secondary plant substances. *Science*, 196: 1349-52.
- BRATTSTEN, L.B., 1979. Biochemical defense mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. In: ROSENTHAL, G.A. & JANZEN, D.H., ed. *Herbivores their interaction with secondary plant metabolites*. New York, Academic. p.199-270.
- BRUES, C.T., 1920. The selection of food-plants by insects, with special reference to lepidopterous larvae. *Am.Nat.*, 54: 313-32.
- BRUES, C.T., 1924. The specificity of food-plants in the

- evolution of phytophagous insects. *Am.Nat.*, 58: 127-44.
- BULL, D.L. & WHITTEN, C.J., 1972. Factors influencing organophosphorus insecticide resistance in tobacco budworms. *J. agric. Fd. Chem.*, 20(3): 561-4.
- BURBOTT, A.J. & LOOMIS, W.D., 1967. Effects of light and temperature on the monoterpenes of peppermint. *Pl. Physiol.*, 42: 20-8.
- BURBOTT, A.J. & LOOMIS, W.D., 1969. Evidence for metabolic turnover of monoterpenes in peppermint. *Pl. Physiol.*, 44: 173-9.
- CAMMERLOHER, H., 1931. *Blütenbiologie I - Wechselbeziehungen zwischen blumen und insekten.* Berlin, Gebrüder. 199p.
- CATES, R.G., 1975. The interface between slugs and wild ginger: some evolutionary aspects. *Ecology*, 56: 391-400.
- CATES, R.G. & ORIANI, G.H., 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology*, 56: 410-8.
- CATES, R.G. & RHOADES, D.F., 1977. Patterns in the production of antiherbivore chemical defenses in plant communities. *Biochem. Syst. Ecol.*, 5(3): 185-93.
- CATES, R.G., 1980. Feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbivores: the effect of

resource abundance and plant chemistry. *Oecologia*, 46: 22-31.

CATES, R.G., 1981. Host plant predictability and the feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbivores. *Oecologia*, 48: 319-26.

CHAN, B.G.; WAISS, A.C. Jr. & LUKHPAHR, M. 1978. Condensed tannin an antibiotic chemical from *Gossypium hirsutum*. *J. Insect Physiol.*, 24: 113-8.

COLEY, P.D., 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*, 284: 545-6.

COLEY, P.D., 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.*, 53(2): 209-33.

CRANKSHAW, D.R. & LANGENHEIM, J.H., 1981. Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory. *Biochem.Syst.Ecol.*, 9(2,3): 115-24.

CRAVEIRO, A.A.; FERNANDES, A.G.; ANDRADE, C.H.S.; MATOS, F. J.de A.; ALENCAR, J.W.de & MACHADO, M.I.L., 1981. *Óleos essenciais de plantas do Nordeste*. Fortaleza, UFC. 210p.

CRONQUIST, A., 1977. On the taxonomic significance of secondary metabolites in Angiosperms. *Plant Syst. Evol.* (Suppl.1): 179-89.

- DETHIER, V.G., 1941. Chemical factors determining the choice of food plants by *Papilio* larvae. *Am. Nat.*, 75 (756): 61-73.
- DETHIER, V.G., 1952. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution*, 8: 33-54.
- DEVON, T.K. & SCOTT, A.I., 1972. *Handbook of naturally occurring compounds*. New York, Academic. v.2, 576p.
- DIRZO, R. & HARPER, J.L., 1982a. Experimental studies on slug-plant interactions-III. Differences in the acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. *J. Ecol.*, 70: 101-17.
- DIRZO, R. & HARPER, J.L., 1982b. Experimental studies on slug-plant interactions-IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. *J. Ecol.*, 70: 119-38.
- DRIVER, G.C.; FINCH, S. & SWAIN, T., 1977. Seasonal variation in secondary plant compounds in relation to the palatability of *Pteridium aquilinum*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 5: 177-83.
- EDMUNDS, G.F.Jr. & ALSTAD, D.N., 1978. Coevolution in insect herbivores and conifers. *Science*, 199: 941-5.
- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H., 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.

- EPLING, C., 1949. Revision del género *Hyptis* (Labiatae). .
Revta. Mus. La Plata, Nueva Serie, sección Bot. 7: 153-497.
- FEENY, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51 (4): 565-81.
- FEENY, P., 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.*, 10: 1-40.
- FEENY, P., 1977. Defensive ecology of the Cruciferae. *Ann. Mo. bot. Gdn.*, 64: 221-34.
- FIRMAGE, D.H. & IRVING, R., 1979. Effect of development on monoterpene composition of *Hedeoma Drumondii*. *Phytochemistry*, 18: 1827-9.
- FLORES, S.E. & MEDINA, J.D., 1970. Estudio preliminar de los componentes del aceite esencial de *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. *Acta cient. venez.*, 21: 161-2.
- FRAENKEL, G.S., 1959. The raison d'etre of secondary plant substances. *Science*, 129: 1466-70.
- FREELAND, W.J. & JANZEN, D.H., 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 103(961): 269-89.
- FUTUYMA, D.J., 1976. Food plant specialization and environ-

- mental predictability in lepidoptera. *Am. Nat.* 110(972): 285-292.
- GALLO, D.; NAKANO, O.; SILVEIRA NETO, S.; CARVALHO, R.P.L.; BATISTA, G.C.de; BERTI FILHO, E.; PARRA, J.R.P.; ZUCCHI, R.A. & ALVES, S.B., 1978. *Manual de Entomologia agrícola*. Piracicaba, Agronômica Ceres. 531p.
- GARTLAN, J.S.; McKEY, D.B.; WATERMAN, P.G.; MBI, C.N. & STRUHSAKER, T.T., 1980. A comparative study of the phytochemistry of two African rain forests. *Biochem.Syst. Ecol.*, 8: 401-22.
- GERSHENZON, J.; LINCOLN, D.E. & LANGENHEIM, J.H., 1978. The effect of moisture stress on monoterpenoid yield and composition in *Satureja douglasii*. *Bioch. Syst. Ecol.*, 6: 33-45.
- GILBERT, L.E., 1977. The role of insect-plant coevolution in the organization of ecosystems. In: LABYRIE, V., ed. *Comportment des insectes et milieu trophique*. Paris, C.N.R.S. p.399-413. (Colloques internationaux du CNRS., 265).
- GILBERT, L.E., 1980. Food web organization and the conservation of Neotropical diversity. In: SOULÉ, M. & WILCOX, B. *Conservation biology; an evolutionary ecological perspective*. Sunderland, M.A., Sinauer. p.5-36.
- GILDEMEISTER, E. & HOFFMAN, Fr., 1961. Öl von *Hyptis suaveo*

- lens. In: _____ & _____. *Die aetherischen oele*.
Berlin, Akademie Verlag. v.7, p.472-473.
- GORDON, H.T., 1961. Nutritional factors in insect resistance to chemicals. *A. Rev. Ent.*, 6: 27-54.
- GOTTLIEB, O.R.; KOKETSU, M.; MAGALHÃES, M.T.; MAIA, J.G.S.; MENDES, P.H.; ROCHA, A.I.da; SILVA, M.L.da & WILBERG, V. C., 1981. Óleos essenciais da Amazônia VII(1). *Acta Amazon.*, 11(1): 143-8.
- GOUYON, P.H.; FORT, Ph. & CARAUX, G., 1983. Selection of seedlings of *Thymus vulgaris* by grazing slugs. *J. Ecol.*, 71: 299-306.
- GRANGER, R. & PASSET, J., 1973. *Thymus vulgaris* spontane de France: races chimiques et chemotaxonomie. *Phytochemistry*, 12: 1683-91.
- GROSS, D., 1975. Growth regulating substance of plant origin. *Phytochemistry*, 14: 2105-12.
- HALLIGAN, J.P., 1975. Toxic terpenes from *Artemisia californica*. *Ecology*, 56: 999-1003.
- HANOVER, J.W., 1966. Environmental variation in the monoterpenes of *Pinus monticola* Dougl. *Phytochemistry*, 5: 713-7.
- HENDERSON, W.; HART, J.W.; HOW, P. & JUDGE, J., 1970. Che-

- mical and morphological studies on sites of sesquiterpene accumulation in *Pogostemon cablin* (Patchouli). *Phytochemistry*, 9: 1219-28.
- HESS, D., 1975. Terpenoids. In: _____. *Plant Physiology; molecular, biochemical and physiological fundamentals of metabolism and development*. New York, Springer-Verlag. p.99-116.
- HOWARD, D.F.; BLUM, M.S.; JONES, T.H. & PHILLIPS, D.W., 1982. Defensive adaptations of eggs and adults of *Gastrophysa cyanea* (Coleoptera-Chrysomelidae). *J. chem. Ecol.*, 8(2) : 453-62.
- JANZEN, D.H., 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.*, 102: 592-5.
- JANZEN, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, 104(940): 501-29.
- JANZEN, D.H., 1972. Protection of *Barteria*(Passifloraceae) by *Pachysima* ants(Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forests. *Ecology*, 53(5): 885-92.
- JANZEN, D.H., 1973a. Community structure of secondary compounds in plants. *Pure appl. Chem.* 34(3,4): 529-38.
- JANZEN, D.H., 1973b. Host plants as islands II - Competition in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.*, 107 (958): 786-90.

- JANZEN, D.H., 1973c. Tropical agroecosystems. *Science*, 182: 1212-19.
- JANZEN, D.H., 1980. When is it coevolution. *Evolution*, 34: 611-2.
- JANZEN, D.H., 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 13(4): 271-82.
- JOHNSON, H.B., 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.*, 41(3): 233-58.
- JONES, D.A., 1962. Selective eating of the acyanogenic form of the plant *Lotus corniculatus* L. by various animals. *Nature*, 193: 1109-10.
- KLINKOWSKI, M., 1970. Catastrophic plant diseases. *A. Rev. Phytopathol.*, 8: 37-60.
- KREBS, J.R., 1978. -Optimal foraging decision rules for predators. In: KREBS, J.R. & DAVIES, N.B., ed. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Oxford, Blackwell. p. 23-63.
- KRIEGER, R.I. & FEENY, P.P., 1971. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? *Science*, 172: 579-81.
- LANGENHEIM, J.H.; STUBBLEBINE, W.; FOSTER, C. & NASCIMENTO, J.C., 1977. Estudos comparativos da variabilidade na

composição da resina da folha entre árvores parental e progênie de espécies selecionadas de *Hymenaea*. I - Comparação de populações Amazônicas e Venezuelanas. *Acta amazon.*, 7(3): 335-54.

LANGENHEIM, J.H.; STUBBLEBINE, W.H. & FOSTER, C.E., 1979 . Effect of moisture stress on composition and yield in leaf resin of *Hymenaea courbaril*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 7: 21-8.

LANGENHEIM, J.H.; FOSTER, C.E. & MCGINLEY, R.B., 1980. Inhibitory effects of different quantitative compositions of *Hymenaea* leaf resins on a generalist herbivore *Spodoptera exigua*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 8: 385-96.

LANGENHEIM, J.H. & HALL, G.D., 1983. Sesquiterpene deterrence of a leaf-tying Lepidopteran *Stenomacrus ferrocanella* on *Hymenaea stigonocarpa* in Central Brasil. *Biochem. Syst. Ecol.*, 11(1): 29-36.

LANGENHEIM, J.H. & STUBBLEBINE, H.W., 1983. Variation in leaf resin composition between parent tree and progeny in *Hymenaea*: implications for herbivory in the humid tropics. *Biochem. Syst. Ecol.*, 11(2): 97-106.

LAWTON, J.H. & SCHRODER, D., 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, 265: 137-40.

- LAWTON, J.H., 1978. Host-plant influences on insect diversity: the effects of space and time. In: MOUND, L.A. & WALOFF, N., ed. *Diversity of insect Faunas*. Oxford, Blackwell. p.105-25.
- LAWTON, J.H. & STRONG, D.R.Jr., 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.*, 118(3): 317-38.
- LEITÃO Fº, H.F.; ARANHA, C. & BACCHI, O., 1972. Família Labiatae. In: _____; _____ & _____. *Plantas invasoras de culturas do Estado de São Paulo*. São Paulo, Hucitec. v.1, p.187-205.
- LEVIN, D.A., 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.*, 48(1): 3-15.
- LEVIN, D.A., 1975. Pest pressure and recombination systems in plants. *Am. Nat.*, 109: 437-51.
- LEVIN, D.A., 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 121-59.
- LINCOLN, D.E.; MARBLE, P.M.; CRAMER, F.J. & MURRAY, M.J., 1971. Genetic basis for high limonene-cineole content of exceptional *Mentha citrata* hybrids. *Theor. Appl. Genet.*, 41: 365-70.
- LINCOLN, D.E. & LANGENHEIM, J.H., 1976. Geographic patterns of monoterpenoid composition in *Satureja douglasii*. *Bio*

- chem. Syst. Ecol., 4: 237-48.
- LINCOLN, D.E. & LANGENHEIM, J.H., 1978. Effect of light and temperature on monoterpenoid yield and composition in *Satureja douglasii*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 6: 21-32.
- LINCOLN, D.E. & LANGENHEIM, J.H., 1979. Variation of *Satureja douglasii* monoterpenoids in relation to light intensity and herbivory. *Biochem. Syst. Ecol.*, 7: 289-98.
- LORENZI, H., 1982. *Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas e medicinais*. Nova Odessa, S.C.P. 425p.
- LUZ, A.I.R.; ZOGHBI, M.G.B.; RAMOS, L.S.; MAIA, J.G.S. & SILVA, M.L.da, 1984. Essential oils of some amazonian Labiatae I - Genus *Hyptis*. *J. Nat. Prod.*, 47(4): 745-7.
- MacARTHUR, R.H. & WILSON, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, Princeton Univ. Press. 203p.
- MANCHAND, P.S.; WHITE, J.D.; FAYOS, J. & CLARDY, J., 1974. Structures of suaveolic acid and suaveolol. *J. org. Chem.* 39(15): 2306-7.
- MARTIN, S.S.; LANGENHEIM, J.H. & ZAVARIN, E., 1974. Quantitative variation in leaf pocket resin composition in *Hymenaea courbaril*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 3: 760-87.
- McNAIR, H.M. & BONELLI, E.J., 1968. *Basic gas chromatography*. California, Varian. 306p.

- MIROV, N.T.; ZAVARIN, E. & SNAJBERK, K., 1966a. Chemical composition of the turpentines of some eastern mediterranean pines in relation to their classification. *Phytochemistry*, 5: 97-102.
- MIROV, N.T.; ZAVARIN, E.; SNAJBERK, K. & COSTELLO, K., 1966b. Further studies of turpentine composition of *Pinus muricata* in relation to its taxonomy. *Phytochemistry*, 5: 343-355.
- MISRA, T.N.; SINGH, R.S.; OJHA, T.N. & UPADHYAY, J., 1981. Chemical constituents of *Hyptis suaveolens* - Part. I - Spectral and Biological studies on a triterpene acid. *Lloidia*, 44(6): 735-8.
- MOONEY, H.A. & GULMON, S.L., 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *Bio-science*, 32(3): 198-206.
- MURRAY, M.J. & LINCOLN, D.E., 1970. The genetic basis of acyclic oil constituents in *Mentha citrata* Ehrh. *Genetics*, 65: 457-71.
- MURRAY, M.J. & HEFENDEHL, F.W., 1973. Changes in monoterpene composition of *Mentha aquatica* produced by gene substitution from a high limonene strain of *M. citrata*. *Phytochemistry*, 12: 1875-80.
- NAYAK, U.G. & GUHA, P.C., 1952. Essential oil from *Hyptis suaveolens* Poit. *J. Indian chem. Soc.* 29(3): 183-6.

- ORIAN, G.H. & JANZEN, D.H., 1974. Why are embryos so tasty? *Am. Nat.*, 108(963): 581-92.
- PILLEMER, E.A. & TINGEY, W.M., 1976. Hooked trichomes: a physical plant barrier to a major agricultural pest. *Science*, 193: 482-4.
- PIMENTEL, D., 1961. The influence of plant spatial patterns on insect populations. *Ann. ent. Soc. Am.*, 54: 61-9.
- PIMENTEL, D. & BELLOTTI, A.C., 1976. Parasite-host population systems and genetic stability. *Am. Nat.*, 110(975): 887-8.
- POOS, F.W., 1929. Leafhopper injury to legumes. *J. econ. Ent.*, 22: 146-53.
- POOS, F.W. & SMITH, F.F., 1931. A comparison of oviposition and nymphal development of *Empoasca fabae* (Harris) on different host plants. *J. econ. Ent.*, 84: 361-71.
- PRICE, P.W.; BOUTON, C.E.; GROSS, P.; MCPHERON, B.A.; THOMPSON, J.N. & WEIS, A.E., 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 41-65.
- RAUSHER, M.D., 1978. Search image for leaf shape in a butterfly. *Science*, 200: 1071-3.

- REHR, S.S.; JANZEN, D.H. & FEENY, P.P., 1973. L-dopa in legumes seeds: a chemical barrier to insect attack. *Science*, 181: 81-2.
- RHOADES, D.F. & CATES, R.G., 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Adv. Phytochem.*, 10: 168-213.
- RHOADES, D.G.; LINCOLN, D.E. & LANGENHEIM, J.H., 1976. Preliminary studies of monoterpenoids variability in *Satureja douglasii*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 4: 5-12.
- RICE, E.L., 1977. Some roles of allelopathic compounds in plant communities. *Biochem. Syst. Ecol.*, 5(3): 201-6.
- RICE, R.L.; LINCOLN, D.E. & LANGENHEIM, J.H., 1978. Palatability of monoterpenoides types of *Satureja douglasii* to a generalist molluscan herbivore, *Ariolimax dolichophallus*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 6: 45-53.
- ROCKWOOD, L.L., 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology*, 54(6): 1363-9.
- RUDLOFF, E. von, 1972. Seasonal variation in the composition of the volatile oil of the leaves, buds, and twigs of white spruce (*Picea glauca*). *Can. J. Bot.*, 50: 1595-603.
- RUDLOFF, E. von, 1973. Geographic variation in the terpene composition of the leaf oil of Douglas fir. *Pure appl.*

Chem., 34(3-4): 401-10.

RUDLOFF, E. von, 1975. Seasonal variation in the terpenes of the foliage of black spruce. *Phytochemistry*, 14: 1695-9.

SEIGLER, D.S., 1977. Primary roles for secondary compounds. *Biochem. Syst. Ecol.*, 5(3): 195-9.

SILVA, A.G.d'A.; GONÇALVES, C.R.; GALVÃO, D.M.; GONÇALVES, A.J.L.; GOMES, J.; SILVA, M.do N. & SIMONI, L.de, 1968. *Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil seus parasitos e predadores*. Rio de Janeiro, s. C.p. pt.2,t.1, 622p.

SMITH, D.M. & LEVI, L., 1961. Treatment of compositional data for the characterization of essential oils. Determination of geographic origins of peppermint oils by gas chromatographic analysis. *Agric. Food Chem.*, 9(3): 230-44.

SMITH, J.N., 1962. Detoxication mechanisms. *A.Rev.Ent.*, 7: 465-80.

SMITH, R.H., 1964. Variations in the monoterpene composition of ponderosa pine wood oleoresin. *Pacif. S-west. For. range expl. Stn.*: 1-17.

SMITH, R.H., 1965. Effect of monoterpene vapors on the western pine beetle. *J. econ. Ent.*, 58(3): 509-10.

- SMITH, R.H., 1966. Resin quality as a factor in the resistance of pines to bark beetles. In: GERHOLD, H.D.; McDERMOTT, R.E.; SCHEINER, E.J. & WINIESHEI, J.A., ed. *Breeding pest-resistant trees*. Oxford, Pergamon. p.189-96.
- SMITH, R.H., 1967. Variations in the monoterpene composition of the wood resin of Jeffrey, Washoe, Coulter and Lodgepole pines. *Forest.Sci.*, 13(3): 246-52.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1981. *Biometry*. 2ed. San Francisco, Freeman. 859p.
- SOUTHWOOD, T.R.E.; MAY, R.M.; HASSEL, M.P. & CONWAY, G.R. , 1974. Ecological strategies and population. *Am. Nat.* , 108(964): 791-805.
- SOUTHWOOD, T.R.E. & COMINS, H.N., 1976. A synoptic population model. *J. Anim. Ecol.*, 45: 949-65.
- STIPANOVIC, R.D.; BELL, A.A.; O'BRIEN, D.H. & LEKEFAHR, M. J., 1977. Heliocide H₂: an insecticida sesterterpenoid from cotton (*Gossypium*). *Tetrahedron Lett.*, 6: 567-70.
- STRONG, D.R.Jr., 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. *A. Rev. Ent.*, 24: 89-119.
- STRONG, D.R.Jr. & LEVIN, D., 1979. Species richness of plant parasites and growth form of their hosts. *Am. Nat.*, 114(1): 1-22.

206p. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campi
nas.

ZAVARIN, E. & SNAJBERK, K., 1973. Geographic variability of
monoterpenes from cortex of *Pseudotsuga menziesii*. *Pure
appl. Chem.*, 34(3-4): 411-34.

WHITTAKER, R.H. & FEENY, P.P., 1971. Allelochemicals: chemi-
cal interactions between species. *Science*, 171: 757-70.

WILKINSON, R.C. & HANOVER, J.W., 1972. Geographical varia-
tion in the monoterpene composition of red spruce. *Phy-
tochemistry*, 11: 2007-10.

WILLIAMS, N.H., 1983. Floral fragrances as cues in animal
behavior. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J., ed. *Handbook
of experimental pollination biology*. New York, Academic.
p.50-72.