

I. FITOQUÍMICA E FISIOLOGIA VEGETAL

VARIAÇÃO DE TERPENOS EM *HYPTIS SUAVEOLENS* E SEU PAPEL NA DEFESA CONTRA HERBÍVOROS⁽¹⁾

RACHEL BENETTI QUEIROZ-VOLTAN ⁽²⁾,
WILLIAM HENRY STUBBLEBINE ⁽³⁾ e GEORGE SHEPHERD ⁽⁴⁾

RESUMO

Acompanhou-se o desenvolvimento de populações de *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. (Labiatae) em três localidades paulistas: Horto Florestal de Sumaré, Câmpus da UNICAMP (Campinas) e Fazenda Santa Genebra (Distrito de Barão Geraldo, Campinas), em 1981-83. Em cada local, escolheu-se uma população exposta à luz e outra, à sombra, com o objetivo de verificar em que fase do ciclo de vida as populações se tornavam mais suscetíveis ao ataque de herbívoros; de estimar a abundância dos herbívoros naturais e seus efeitos nas populações e a consequência da variação química dos monoterpenos que nelas ocorrem sobre os herbívoros. As populações tornavam-se mais suscetíveis aos herbívoros no período que antecedia a floração. Não se observou forte ataque de herbívoros nessa fase, embora se apresentassem em maior densidade. Os resultados sugerem que a variação na composição química possa afetar o desenvolvimento de herbívoros generalistas. No entanto, o *Pyrausta insignatalis* Guenée (Lep.-Pyralidae-Pyraustinae), provavelmente bem adaptado à planta, parece não ter sido afetado por esses terpenos. Não se detectaram diferenças entre populações expostas ao sol ou à sombra. Tais resultados apóiam a idéia de que a variabilidade química dentro de populações vegetais é importante estratégia de defesa contra herbívoros, dificultando-lhes a especialização.

Termos de indexação: *Hyptis suaveolens*, herbivoria, variabilidade genética.

⁽¹⁾ Parte da Tese de Mestrado do primeiro autor. Recebido para publicação em 15 de abril de 1994 e aceito em 7 de abril de 1995.

⁽²⁾ Seção de Botânica Econômica, Instituto Agronômico, Caixa Postal 28, 13001-970 Campinas (SP).

⁽³⁾ 6001 Shelter Bay Avenue, New Valley, California CA 94941, USA.

⁽⁴⁾ Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13081 Campinas (SP).

ABSTRACT

THE ROLE OF TERPENE VARIATION IN *HYPTIS SUAVEOLENS* IN THE DEFENSE AGAINST HERBIVORES

Populations of *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. (Labiatae) were accompanied during their development in three sites: 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, from 1981 through 1983. At each site, a population exposed to full sunlight and another in the shade were studied. The objective was to evaluate, during plant development, the period when they were more susceptible to attack by herbivores; to consider the abundance of herbivores, and the role of variation in the chemistry of monoterpenes in the development of herbivores. Populations were more susceptible to attack by herbivores in the period preceding flowering. Heavy herbivore damage was not detected during this period, in spite of 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 populations in sunny and shady sites. The results support an important role for genetic variability in populations in protection against herbivory and inhibition of specialization.

Index terms: *Hyptis suaveolens*, herbivory, genetic variability.

1. INTRODUÇÃO

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

As substâncias secundárias têm sido amplamente discutidas quanto às seguintes funções: ecológicas (Seigler, 1977); alelopáticas (Whittaker & Feeny, 1971; Halligan, 1975; Feeny, 1977; Rice, 1977); de atração de polinizadores (Cammerloher, 1931; Williams, 1983); de defesa contra herbívoros (Smith, 1965, 1966; Rehr et al., 1973; Cates, 1975; Langenheim et al., 1977, 1980); patógenas (Levin,

1976; Feeny, 1977; Arrhenius & Langenheim, 1983), e algumas como reguladoras do desenvolvimento de plantas superiores (Gross, 1975).

A maior parte das substâncias secundárias é energeticamente dispendiosa, existindo uma alocação de recursos para sua produção e armazenamento. O investimento da planta em tais substâncias correlaciona-se negativamente com o próprio desenvolvimento e reprodução, uma vez que a produção de carbono pela planta é finita (Rockwood, 1973; Orians & Janzen, 1974; Cates, 1975; Cates & Orians, 1975; Mooney & Gulmon, 1982).

Quanto ao papel de defesa contra herbívoros, substâncias secundárias, ou interferem negativamente sobre sua aptidão (aumento de mortalidade, baixas taxas de desenvolvimento ou fecundidade) ou intervêm nas atividades de pastoreio (Rhoades & Cates, 1976).

Hyptis suaveolens é uma planta anual, invasora de ambientes perturbados, muito freqüente em pastagens e culturas anuais e perenes. Avaliada quimicamente por Nayak & Guha (1952), Gildemeister

& Hoffman (1961), Flores & 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), mostrou possuir, principalmente, monoterpenos, além de sesquiterpenos, diterpenos e triterpenos. Seus monoterpenos, analisados qualitativa e quantitativamente (Queiroz et al., 1990), apresentaram acentuada variação intrapopulacional e poucas diferenças interpopulacionais, que se intensificam, porém, quando comparadas com populações de regiões distantes, porém não mostraram diferenças químicas entre populações de sol e sombra.

Este trabalho objetivou: (1) acompanhar o crescimento e o desenvolvimento de populações de *Hyp-tis suaveolens* (L.) Poit. (Labiatae) em locais e intensidades luminosas diversos, verificando em que fase do seu ciclo de vida são mais suscetíveis ao ataque dos herbívoros; (2) estimar a abundância dos herbívoros naturais e seus efeitos nas populações de *H. suaveolens*; (3) avaliar o efeito da variação química dos monoterpenos dessas populações sobre o desenvolvimento de herbívoros.

2. MATERIAL E MÉTODOS

As populações estudadas ocorrem em três áreas na região de Campinas (SP). A área 1, chamada UNICAMP, localiza-se no Câmpus da Universidade Estadual de Campinas, próximo ao Barracão do Departamento de Genética Vegetal; a segunda, Santa Genebra, na Reserva Florestal de Campinas - Fazenda Santa Genebra - Distrito de Barão Geraldo, 4 km ao oeste da primeira, e a última, chamada Sumaré, no Horto Florestal de Sumaré, em um atalho no sub-bosque de eucaliptos, 20 km ao oeste da área 1. Em cada local, delimitaram-se populações de *H. suaveolens* crescendo em áreas ensolaradas e sombreadas, escolhendo-se uma subárea de cada tipo para estudo. Na Santa Genebra, a população ensolarada ficou na plantação de algodão em frente à Reserva Florestal.

O material testemunha encontra-se no herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC-Queiroz n.^{os} 12456 e 12457).

Para verificar a interação dessas populações com seus herbívoros, obtiveram-se várias relações, a saber: (1) entre a área foliar e o produto do comprimento e da largura das folhas; (2) entre a área foliar e a altura da planta, e (3) entre o crescimento e a distribuição das plantas ao longo do seu ciclo de vida.

2.1 Relação entre a área foliar e o produto do comprimento e da largura das folhas

A fim de estimar a área foliar da planta ou das populações disponíveis para os herbívoros ou, mesmo, determinar a quantidade de terpenos por área foliar, mediram-se o comprimento e a largura de todas as folhas de dezesseis plantas. Oito plantas da UNICAMP e oito de Sumaré, divididas igualmente entre ambientes ensolarados e sombreados, foram examinadas em fevereiro de 1981.

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

Obteve-se a área foliar com base no peso do papel de xerox das folhas, estimando-se um peso padrão com área conhecida, mediante uma balança analítica.

Para determinar qual índice está mais bem correlacionado com a área foliar, efetuaram-se análises de correlação e, para prever a área foliar a partir do índice A ou B, análises de regressão (Sokal & Rohlf, 1981).

Realizaram-se tais análises por meio do programa STATPACK STATISTICAL PACKAGE, da Universidade de Michigan, com o auxílio do computador PDP-10 da UNICAMP.

2.2 Relação entre a área foliar e a altura da planta

Das dezesseis plantas citadas, mediu-se também a altura do seu eixo principal, a fim de avaliar a relação entre a área foliar e a altura da planta.

Outras dezesseis plantas foram amostradas em março de 1981: de novo, oito pertencentes à área UNICAMP e oito à Sumaré (quatro na sombra e quatro no sol, em ambas). Dessas, mediram-se o comprimento A e a largura de todas as folhas, bem como a altura total. Considerou-se altura total o somatório do comprimento principal e dos ramos laterais. Estimou-se a área foliar em função do índice A, ajustado segundo o coeficiente da regressão entre área foliar e índice A.

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

2.3 Relação entre o crescimento e a distribuição das plantas

Acompanhou-se o crescimento das plantas nas três áreas, de setembro de 1982 a maio de 1983. Mediu-se, em intervalos de duas a três semanas, a altura total de 30 a 50 plantas. As amostras em cada subárea foram aleatórias, e 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 três meses e, na Santa Genebra-sol, não foi feito.

Para obter a relação entre área foliar total e altura total durante o ciclo de vida da planta, calculou-se mensalmente a altura total e estimou-se a área foliar de quatro plantas por subárea. Em alguns casos, houve morte das plantas marcadas, resultando em amostras de tamanho variável. Em seguida, fez-se uma regressão para avaliar a área foliar a partir da altura total da planta durante seu ciclo de vida (Sokal & Rohlf, 1981). Estimada a média da área foliar total por planta nas subáreas, ao longo de seu ciclo de vida, pôde-se estabelecer a quantidade total de alimento potencialmente disponível para os herbívoros durante o ciclo de vida da planta, e 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 1

m x 1 m, nas subáreas de estudo para 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, obteve-se o índice de área foliar, estabelecendo, assim, uma medida da área de folhas por metro quadrado.

2.4 Herbívoros e seus efeitos

Estabeleceram-se contagens de herbívoros por planta, observando-lhes o comportamento nos diferentes locais, visando documentar sua abundância e efeitos nas populações.

Para estimar o grau de herbivoria de uma planta, utilizou-se a equação seguinte:

$$GH = 1/n \sum_{i=1}^a p_i$$

onde:

n = número de folhas da planta;

a = número de folhas atacadas;

p_i = porcentagem de herbivoria nas folhas atacadas.

Obteve-se a porcentagem de herbivoria usando três classes de consumo (0-5% de folha comida, de 5-50% e de mais de 50%), sendo p_i o ponto médio da classe.

Em seguida, calculou-se a média do grau de herbivoria nas populações (GH).

Mediante o coeficiente $k = b/c$, onde b = número de plantas atacadas e c = número total de plantas amostradas, tem-se o grau de herbivoria ajustado $GH' = GH \times k$, que corresponde ao grau de herbivoria da população.

Para avaliar os efeitos da variação química de *H. suaveolens* sobre o desenvolvimento de herbívoros, realizaram-se experimentos com lagartas de *Pyrausta insignatalis*, detectadas na planta com alta frequência durante o desenvolvimento deste trabalho. Não foram encontradas, na literatura, referências de outras plantas hospedeiras para essa espécie de lagarta.

Fez-se um acompanhamento mediante três gerações de *P. insignatalis*, do parental coletado no campo e de duas gerações subsequentes mantidas no laboratório. Dividiram-se as lagartas dessa mariposa em dois lotes de 30-50 indivíduos. Um lote foi submetido a uma dieta de folhas de uma mesma planta de *H. suaveolens* e o outro, alimentado com 30 plantas diferentes, recebendo, cada larva, sempre folhas de uma mesma planta. Colocaram-se os adultos em gaiolas de cartolina para se reproduzirem, alimentando-os com solução açucarada a 30% no estágio adulto.

A variação no desenvolvimento foi quantificada por meio da variância da massa das pupas, obtendo-se os pesos com uma balança analítica.

Para testar o efeito da variação química em herbívoros generalistas, montou-se outra série de experimentos usando-se larvas de 1.^o e 3.^o estágio de *Spodoptera latifascia* como herbívoros, em lotes de 30 indivíduos. Ao lote-controle, ofereceram-se folhas de batata-doce; ao segundo lote, folhas de um indivíduo de *H. suaveolens*, portanto, com uma composição constante, e ao terceiro, folhas de 30 indivíduos diferentes de *H. suaveolens*.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Relação entre o produto do comprimento e largura das folhas e área foliar

As correlações entre área foliar e índice A ($r = 0,997$; $p < 0,001$; $n = 1739$) e índice B ($r = 0,989$; $p < 0,001$; $n = 1739$) das dezesseis plantas amostradas sob diferentes condições de luz e locais foram altamente significativas.

Uma vez que o índice A produziu uma correlação ligeiramente superior, a área foliar das plantas foi estimada a partir do índice A, utilizando-se o fator de correção $b = 1,459$, obtido com base na regressão entre área foliar e índice A. Como as retas de correlação tanto para as áreas (UNICAMP e Sumaré) como para as condições de luz (sol e sombra) foram coincidentes, e os coeficientes b , bastante próximos, pôde-se utilizar o fator de correção b entre área foliar e índice A, incluindo toda a amostra (16 plantas), para todas as populações.

3.2 Relação entre altura da planta e área foliar

Verificou-se que não existe uma correlação entre a altura do eixo principal da planta e a área foliar total nas diferentes populações, sendo $r = -0,055$ ($p > 0,84$).

Em relação às dezesseis plantas amostradas, das quais se obteve a altura total e a área foliar total (somatório do produto do comprimento do limbo e largura das folhas ajustado a partir do coeficiente de regressão), observa-se que a correlação ($r = 0,838$) entre altura total e área foliar total é significativa ($p < 0,0001$).

3.3 Relação entre a área foliar e a altura total ao longo do desenvolvimento

Os dados das plantas acompanhadas mensalmente durante o ciclo de vida foram analisados em dois grupos. No primeiro, consideraram-se as medidas anteriores à floração e, no outro, apenas as medidas posteriores ao mesmo período. Essa separação de plantas, antes e após a floração, se deve às diferenças encontradas entre a relação área foliar total por altura total em função do estágio em que se encontra a planta.

A amostra, incluindo todos os dados, apresenta um coeficiente de correlação de $r = 0,735$ ($p < 0,001$). Quando se considera, porém, apenas a amostra anterior à floração, a relação é melhor, sendo $r = 0,900$ ($p < 0,001$), enquanto, após a floração, $r = 0,507$ ($p < 0,002$).

As retas de regressão das populações, anteriores à floração, apresentam diferenças significativas na sua declividade, enquanto as diferenças na altura das médias (F2) não são significativas. Não há diferenças consistentes entre plantas ao sol e à sombra. Em função disso, obteve-se um índice para cada população a fim de estimar a área foliar a partir da altura total durante o ciclo de vida.

Após a floração, as análises de covariância mostraram diferenças significativas entre as alturas das médias (F2), locais, populações e condições de luz. Em função desses resultados, empregou-se, também, um coeficiente de regressão para cada população após a floração.

Como a população UNICAMP-sombra não foi amostrada após a floração, e a população Sumaré-sombra apresentava apenas duas plantas na amostra, utilizou-se o coeficiente de regressão da população da sombra, uma vez que essa amostra é maior do que para os respectivos locais (UNICAMP e Sumaré). O quadro 1 apresenta os coeficientes de regressão usados para estimar a área foliar, a partir da altura total nas diferentes populações.

As áreas foliares totais das plantas, acompanhadas ao longo de seu desenvolvimento, foram estimadas multiplicando sua altura total pelo respectivo coeficiente de regressão (Quadro 1). Em seguida, calcularam-se as médias dessas áreas foliares totais e os desvios-padrão das plantas de cada população para as amostras seqüenciais (Figura 1). Observou-se na população UNICAMP-sombra que, embora *H. suaveolens* seja uma planta anual, ocorria, em alguns casos, rebrota a partir da região inferior do caule, próximo ao solo. Devido a isso, para essa população, estimou-se a área foliar total para todas as plantas amostradas, considerando-se, separadamente, apenas as plantas rebrotadas e as que germinaram e cresceram nesse segundo estágio de sucessão (plantas novas).

A população que apresentou plantas com a maior quantidade de folhagens foi a UNICAMP-sol, seguida da UNICAMP-sombra rebrotadas e da Santa Genebra-sombra. No período que antecede a flora-

ção, a área foliar é maior. Nessa fase, as populações se tornam, provavelmente, 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 se desenvolvem nesse estágio. Até o final da frutificação, com o total desenvolvimento das novas folhas, há um acréscimo da área foliar total.

Não se acompanharam as populações da Santa Genebra-sombra e da população Santa Genebra-sol ao longo de todo o ciclo: estimou-se a área foliar total dessas populações para um tempo apenas. Analisaram-se ambas as amostras, separando os dados em anteriores e posteriores à floração (Quadro 2).

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. Seu ciclo, ao contrário das demais, foi muito curto, de modo que não houve tempo nem para a perda das folhas mais maduras nem para o brotamento das folhas novas no fim do ciclo. As populações Santa Genebra-sombra e Sumaré-sol possuíam uma densidade inicial maior que as outras (Figura 2). Um decréscimo lento na densidade na fase anterior à floração foi observado em todas as populações, exceto na de Santa Genebra-sombra, que sofreu fortes danos pela chuva, e na da UNICAMP-sombra, abafada pelo capim.

Quadro 1. Coeficientes de regressão (b) para as relações entre altura total e área foliar das seis populações de *Hyptis suaveolens*, antes e após a floração e tamanho das amostras (n)

Populações	Antes da floração		Após a floração	
	b	n	b	n
Sumaré-sol	1,720	19	0,413	9
Sumaré-sombra	2,669	11	1,300	21
UNICAMP-sol	3,880	18	1,344	4
UNICAMP-sombra	2,331	15	1,300	21
Santa Genebra-sol	2,438	8	2,272	3
Santa Genebra-sombra	4,368	13	1,210	19

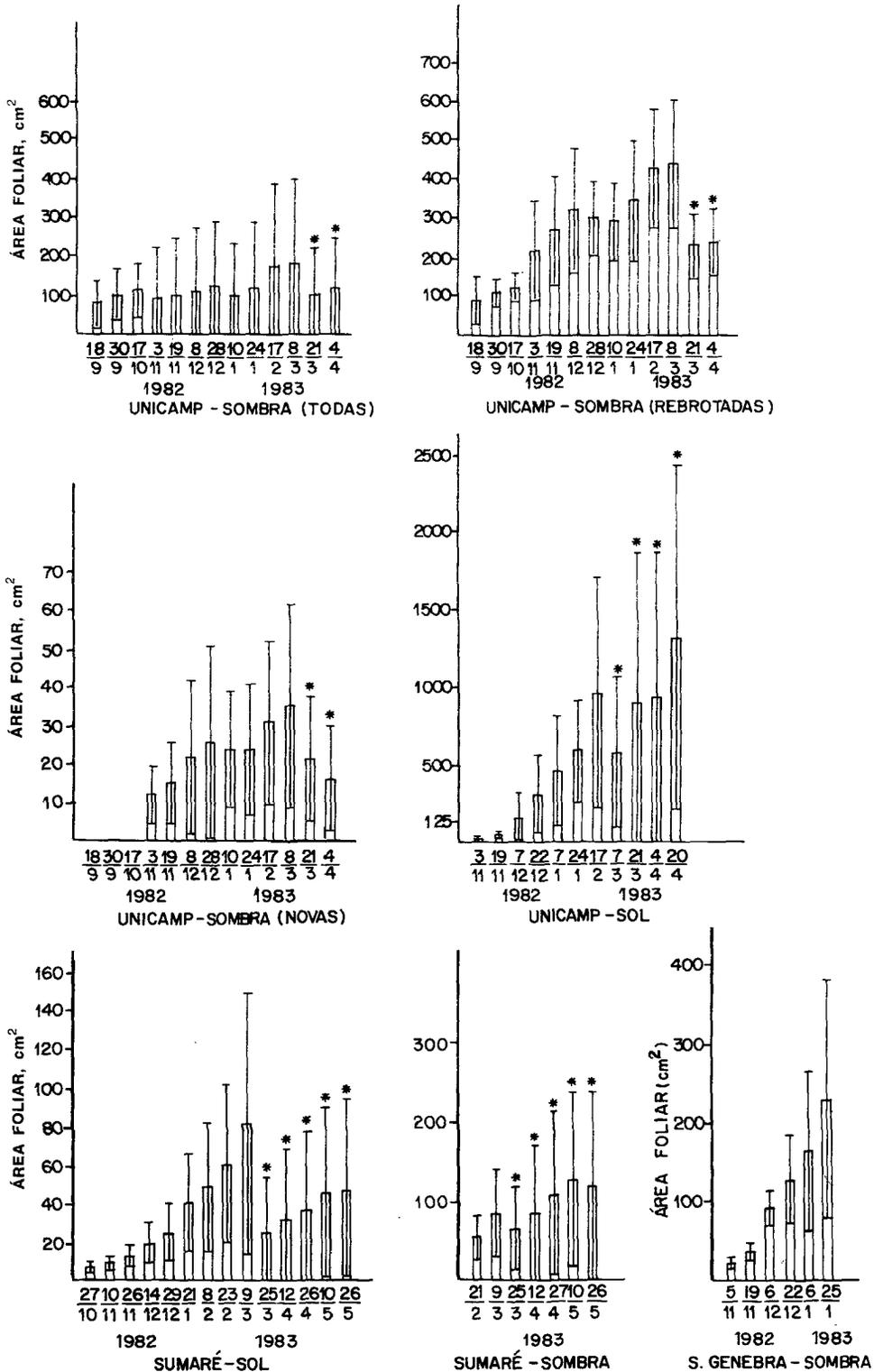


Figura 1. Médias e desvios-padrão das áreas foliares totais das cinco populações de *Hyptis suaveolens* acompanhadas durante o desenvolvimento. Os tempos marcados com * indicam floração e frutificação.

Quadro 2. Média e desvio-padrão das áreas foliares totais das populações de *Hyptis suaveolens* da Santa Genebra, antes e após a floração para dado tempo

Populações	Antes da floração	Após a floração
Santa Genebra-sol		
n ⁽¹⁾	4	8
\bar{x}	251,714	606,949
s	89,803	660,738
Santa Genebra-sombra		
n ⁽¹⁾	11	9
\bar{x}	725,576	343,925
s	650,035	409,013

(¹) n = tamanho da amostra; \bar{x} = média; s = desvio-padrão

Estimou-se o índice de área foliar usando os dados de área foliar (m²) e a densidade imediatamente anterior à floração, dando uma medida da área de folhas por metro quadrado em cada subárea (Quadro 3).

A população Santa Genebra-sombra, estimada no início do seu desenvolvimento (25/1), foi muito destruída pelas chuvas e por terceiros; após essa data, portanto, não foi possível acompanhar seu desenvolvimento. Assim, não se pode afirmar que essa subárea apresente um índice de área foliar maior do que as outras, porque os períodos no desenvolvimento diferem. UNICAMP-sol apresentou um índice de área foliar maior do que a subárea Sumaré-sol, também muito reduzida pelas chuvas. A subárea UNICAMP-sol é potencialmente mais conspícua para seus herbívoros do que as demais.

3.4 Observações de herbívoros e grau de herbivoria

Encontraram-se diversos herbívoros em *H. suaveolens*, como *Pyrausta insignatalis* Guenée (Pyralidae, Pyraustinae), *Heliothis virescens* (F.) (Noctuidae, Heliothinae), *Neogene dynaeus* (Hübner), *Pseudoplusia includens* (Walker) (= *P. oo*

(Cramer)), *Hedylepta indicata* (Fabricius) e *Homophoeta* spp. (Chrysomelidae, Alticinae); outros não foram identificados, uma vez que não foi possível 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.

O quadro 4 mostra a distribuição e frequência dos herbívoros nas populações estudadas.

Pyrausta insignatalis é a espécie dominante nas diferentes áreas. Instala-se no ápice dos ramos principal e laterais, destruindo-os. Não chega a causar 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, pode ocorrer, porém, destruição total da planta. Têm sido encontradas, normalmente, uma a duas lagartas por planta e, mais raramente, até cinco. Essas lagartas compõem uma teia, enrolam as folhas e ficam protegidas em seu interior, onde empupam. A mobilidade da larva é baixa, de forma que, uma vez instalada numa porção da planta, aí permanece, a não ser que o ápice seja destruído; nesse caso, ela passa para outro ramo, em contato com o atingido.

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

Quadro 3. Índice de área foliar (IAF) das populações de *Hyptis suaveolens*

Populações	IAF
Unicamp	
Sol	0,229
Sombra	0,040
Sumaré	
Sol	0,080
Sombra	0,028
Santa Genebra	
Sol	--
Sombra	0,436

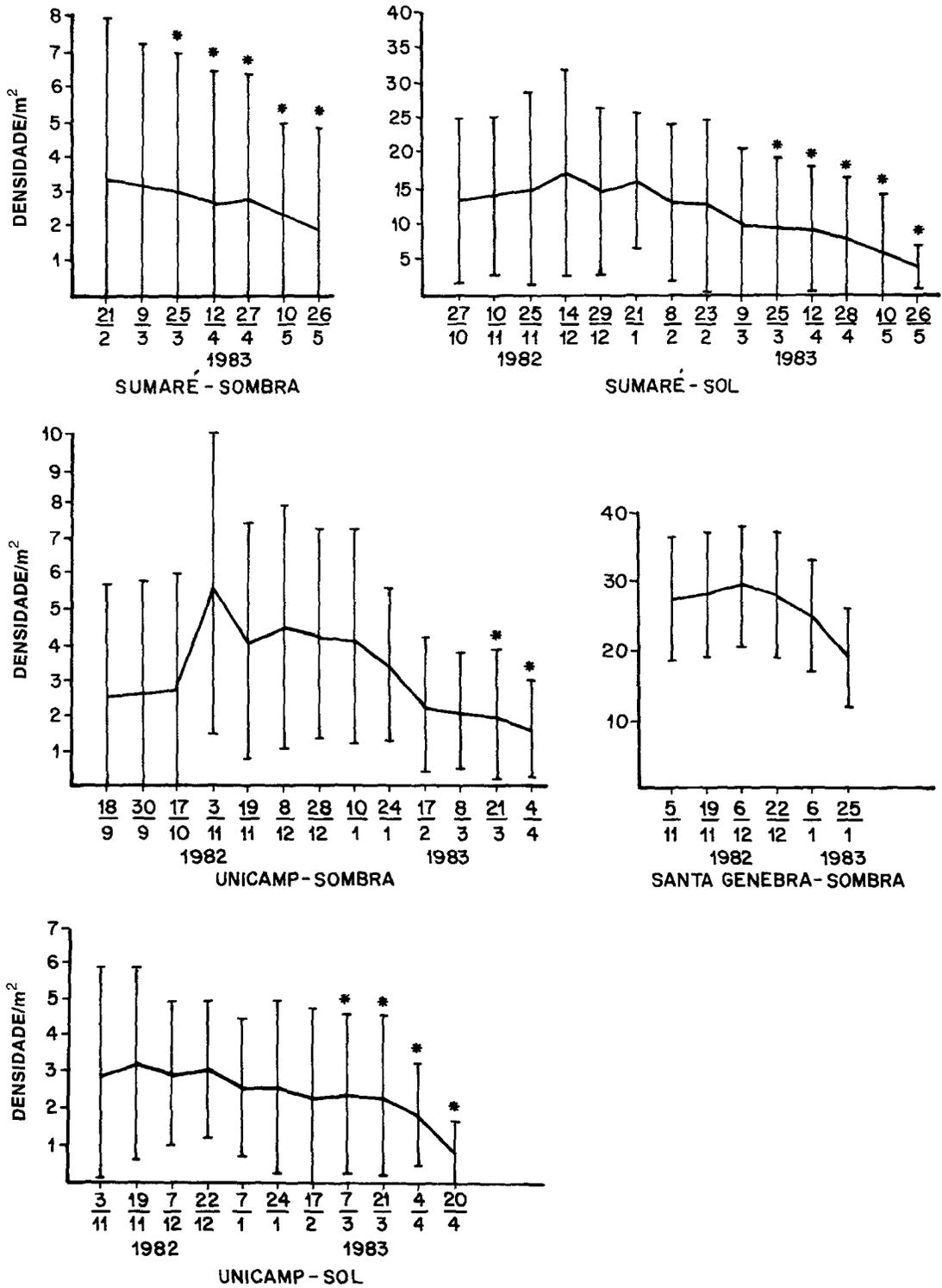


Figura 2. Densidades das populações de *Hyptis suaveolens* ao longo do ciclo de vida. Médias e desvios-padrão. * Floração e frutificação.

O número de lagartas de *Pyrausta insignatalis* observadas no campo em plantas de área foliar reduzida foi pequeno, enquanto em plantas que apresentam áreas foliares maiores, houve número de herbívoros proporcionalmente maior.

Observou-se que Santa Genebra-sombra, área de maior extensão invadida por *Hyptis suaveolens*, é a população com a maior diversidade de herbívoros: estes apareceram com maior frequência, mas os estragos foram menores.

O grau de herbivoria variou fortemente entre populações (Quadro 5). A população UNICAMP-sombra sofreu intenso ataque de uma lagarta não identificada, uma vez que não empupou. Nessa população, o grau de herbivoria ajustado (GH') foi de 10,48. A mesma lagarta foi encontrada com baixa frequência na população UNICAMP-sol, e somente três indivíduos foram observados em Sumaré.

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

Pode-se observar que, apesar de a população Santa Genebra-sombra apresentar alta frequência

de herbívoros, o grau de herbivoria ajustado não é elevado. Isso se deve a ser a área foliar muito grande, e os herbívoros, embora frequentes, não representam um prejuízo elevado para a população.

Correlacionaram-se área foliar média das populações e grau de herbivoria ajustado ($r = -0,116$; $p = 0,852$) e índice de área foliar e grau de herbivoria ajustado ($r = -0,647$; $p = 0,353$). Esperava-se um grau de herbivoria mais intenso em áreas mais conspícuas para os herbívoros. Entretanto, os resultados indicam que em nenhum dos dois casos existe tal relação.

3.5 Desenvolvimento de herbívoros sujeitos a diferentes dietas

Os resultados dos experimentos com larvas de três gerações diferentes de *Pyrausta insignatalis* encontram-se no quadro 6. Um lote foi submetido a uma dieta de uma mesma planta e, o outro, alimentado com 30 plantas diferentes de *Hyptis suaveolens*.

A análise da variância para dois fatores mostra diferenças significativas entre as gerações ($F(g.l. = 2; 161) = 18,17$ e $p = 0,001$), entretanto não há 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 $p = 0,070$).

Quadro 4. Frequência de herbívoros alimentando-se de *Hyptis suaveolens* nas seis populações

Espécie de herbívoro	UNICAMP		Sumaré		Santa Genebra	
	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol
<i>Pyrausta insignatalis</i>	+	++	+++	++	+++	0
<i>Neogene dynaeus</i>	0	+	++	0	+	0
<i>Heliiothis virescens</i>	0	0	+	+	++	0
<i>Pseudoplusia includens</i>	0	0	+	+	++	0
<i>Hedylepta indicata</i>	0	0	+	0	++	0
<i>Homophoeta</i> spp.	+	+	+	0	++	0
Não identificadas	+++	++	+	+	++	0

0 = ausente; + = em pequeno número; ++ = em número razoável; +++ = em grande número.

A série de experimentos montada com larvas do primeiro estágio de *Spodoptera latifascia* resultou em 100% de mortalidade, tanto para o lote que recebeu dieta da mesma composição química como para o que recebeu diferentes dietas. O controle alimentado com *Ipomoea* apresentou 100% de sobrevivência, tendo as lagartas ótimo desenvolvimento. As lagartas do terceiro estágio tiveram um atraso no desenvolvimento, em relação ao con-

trole, de mais ou menos dez dias, com uma taxa alta de mortalidade: esta foi maior para o tratamento com diversas composições químicas em relação ao lote que recebia dieta da mesma composição.

Não foi possível estimar o peso de toda a amostra que alcançou o estágio de pupa, devido à perda da criação provocada por inseticida que infiltrou no laboratório.

Quadro 5. Grau de herbivoria (GH), coeficiente de herbivoria (K) e grau de herbivoria ajustado (GH') das seis populações de *Hyptis suaveolens* sujeitas a diferentes intensidades luminosas

Populações	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 Genebra-sol	0,00	0,00	0,00
Santa Genebra-sombra	9,62	0,22	2,12

Quadro 6. Pesos médios (mg) de pupas de *Pyrausta insignatalis* formadas de larvas coletadas no campo e durante duas gerações de laboratório, sujeitas à dieta de folhas de *Hyptis suaveolens* de mesma composição (uma única planta) e de composições diferentes (30 plantas diferentes)

Tratamento	Mesma composição ⁽¹⁾	Diferentes composições ⁽¹⁾
Larvas coletadas no primeiro estágio no campo	\bar{x} = 22,479 s = 2,555 c.v. = 11,370 n = 23	\bar{x} = 22,092 s = 3,385 c.v. = 15,320 n = 47
1. ^a Geração	\bar{x} = 21,253 s = 2,355 c.v. = 11,080 n = 33	\bar{x} = 19,440 s = 3,032 c.v. = 15,600 n = 28
2. ^a Geração	\bar{x} = 18,112 s = 3,297 c.v. = 18,200 n = 18	\bar{x} = 19,207 s = 3,179 c.v. = 16,550 n = 18

⁽¹⁾ n = tamanho da amostra; \bar{x} = média; s = desvio-padrão e c.v. = coeficiente de variação.

Os indícios dos experimentos com as lagartas de *Pyrausta insignatalis* e observações de campo sugerem que esse herbívoro se tenha especializado na planta hospedeira, de forma que esta não lhe é tóxica, da mesma forma que 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 estádios sucessionais, como é o caso de *H. suaveolens*, tem pouco ou nenhum efeito no desenvolvimento e aptidão de inimigos que se adaptaram para aquela espécie de planta.

O retardamento no desenvolvimento de lagartas de *Spodoptera latifascia* alimentadas de *H. suaveolens* 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 no lote de indivíduos sujeitos a dietas de várias composições químicas corrobora tal suposição.

Com base nos resultados parciais, pode-se sugerir que *H. suaveolens* possui o efeito de retardar o desenvolvimento de herbívoros generalistas, embora fosse preferível refazer esses experimentos com espécies generalistas encontradas alimentando-se dessa espécie, como: *Heliothis virescens*, *Hedylepta indicata* ou *Pseudoplusia includens*.

Quanto aos mecanismos de desintoxicação, Bull & Whitten (1972) discutem o sistema de oxidases de função mista (OFM) e outros sistemas enzimáticos envolvidos na desintoxicação de inseticidas em *Heliothis virescens*. A utilização de OFM talvez explique a presença de larvas de *H. virescens* em grande escala no algodão, que contém terpenos e taninos (Chan et al., 1978, 1983) e, eventualmente, em maior número, na população de Santa Genebra-sombra, localizada próximo à plantação de algodão.

Brattsten et al. (1977) fizeram um experimento de indução do sistema OFM com *Spodoptera eridania*. Diversas substâncias testadas por esses autores são monoterpênicos de *H. suaveolens*. O (+)-

alfapineno e o mirceno foram considerados os indutores mais potentes das substâncias testadas, sendo também indutores o (-)-alfapineno, betapineno e canfeno. O limoneno não é indutor à concentração de 0,1%, mas somente à de 0,2%. A indução foi alterada por larvas que se alimentavam por 24 horas em dietas contendo 0,05 ou 0,1% (+)-alfapineno.

É sabido, também que, ao invés de desintoxicarem as substâncias secundárias ingeridas das plantas hospedeiras, muitos herbívoros compartimentam tais substâncias, que se tornam inócuas para si e podem ser reutilizadas como defesa contra seus predadores. Begossi & Benson (1988) sugeriram esse mecanismo para coleópteros do gênero *Homophoeta*, os quais, inclusive, são herbívoros de *H. suaveolens*.

3.6 Herbivoria, variação na composição e área foliar

Espera-se que maior variação química possa 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.

Fez-se uma série de correlações de modo a verificar quais parâmetros estão relacionados nessa espécie.

Para correlacionar a herbivoria à variação na composição, adicionaram-se as variâncias das massas relativas dos componentes químicos de cada população apresentados por Queiroz et al. (1990) - Quadro 7.

A reta de regressão entre variância e grau de ataque ajustado (Figura 3), apesar de possuir uma probabilidade um pouco maior do que 0,05, sugere que exista uma relação real entre essas duas variáveis.

Pode-se observar também, por meio da porcentagem total de óleos essenciais nas seis populações, que a relação entre essa porcentagem e o grau de herbivoria ajustado (UNICAMP-sombra foi omitida, porque apresentava apenas seis indivíduos na amostra e estava no 2.º ano de sucessão) não é

significativa ($r = 0,678$, $p = 0,21$). Essa relação foi observada também no campo, onde plantas bem desenvolvidas, analisadas quimicamente, mostraram baixa porcentagem de óleos essenciais, e, indivíduos com certo grau de herbivoria, quando quantificados seus terpenos, alta porcentagem. Isso pode indicar ou que óleos essenciais atraem herbívoros ou que herbívoros induzem a produção de óleos essenciais nas plantas atacadas.

No quadro 8, encontram-se as correlações entre porcentagem total de óleo essencial e área foliar para as plantas de cada subárea, indicando que essas duas variáveis não estão relacionadas.

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 apresentavam, isoladamente, uma correlação com grau de herbivoria ajustado. Para tanto, escolheram-se os componentes mais concentrados como o beta-pineno; limoneno;

betafelandreno; cineol, 1-8; cimeno; alfaterpino-leno e betacariofileno, além dos picos de números 2, 6, 7, 9, 13 e 33, não identificados.

Os únicos componentes relacionados com o grau de herbivoria populacional, e aqui negativamente, são o betapineno e o betafelandreno, o pico 6 é quase significativo (Quadro 9), indicando que o grau de herbivoria é menor quando a concentração dessas substâncias é maior.

Uma vez que treze comparações independentes foram realizadas, torna-se provável que pelo menos uma diferença "significativa" ocorra por acaso.

Além dessas análises, foram feitas outras entre o somatório da variância química/área foliar média, somatório da variância química/índice de área foliar, porcentagem total de óleos essenciais/área foliar média, porcentagem total de óleos essenciais/índice de área foliar e porcentagem total de óleos essenciais/somatório da variância química. Nenhuma dessas correlações é significativa (Quadro 10).

Quadro 7. Somatório das variâncias da massa relativa dos componentes químicos (Σs^2), grau de herbivoria ajustado (GH'), porcentagem média do conteúdo de terpenos (\bar{x}) e desvio-padrão (s) para seis populações de *Hyptis suaveolens*

Populações	Σs^2	GH'	Total de óleos essenciais
			%
Sumaré-sol N = 26	75,240	4,20	$\bar{x} = 0,05$ $s = 0,03$
Sumaré-sombra N = 30	242,908	2,73	$\bar{x} = 0,06$ $s = 0,07$
Santa Genebra-sol N = 31	436,991	0	$\bar{x} = 0,08$ $s = 0,05$
Santa Genebra-sombra N = 30	198,359	2,12	$\bar{x} = 0,04$ $s = 0,03$
UNICAMP-sol N = 30	366,805	2,63	$\bar{x} = 0,06$ $s = 0,05$
UNICAMP-sombra N = 6	354,751	10,48	$\bar{x} = 0,13$ $s = 0,09$

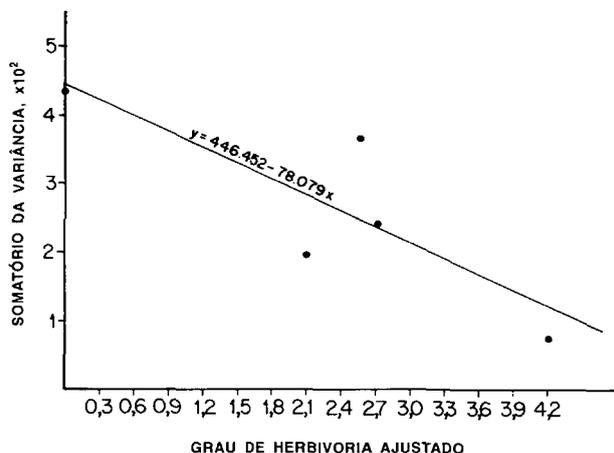


Figura 3. Regressão entre o somatório das variâncias da composição de terpenos de *Hyptis suaveolens* e o grau de herbivoria ajustado ($r = -0,834$, $P = 0,08$).

Não se verificaram relações significativas no grau de herbivoria, porcentagem total de terpenos e somatório da variância de terpenos entre as populações no sol e na sombra, indicando que as diferenças ambientais não possuem forte efeito sobre a herbivoria nesta planta.

3.7 Modelos de interação química fitófagos/plantas

O modelo de Feeny (1976) e o de Rhoades & Cates (1976) predizem que as ervas dos primeiros estádios sucessionais não são aparentes, escapando, portanto, de seus herbívoros no tempo e no espaço, investindo pouco em defesa. Nesse caso, a tendência seria uma diversificação química e de defesa do tipo qualitativa, enquanto, nos últimos estádios sucessionais, onde as plantas são aparentes, as espécies investem em defesas quantitativas. Esse modelo tem sido muito questionado e não se aplica em todos os ambientes. Na floresta tropical úmida do Panamá, por exemplo, os resultados de Coley (1983, 1987, 1988) têm demonstrado que as espécies pouco defendidas não escapam de ser descobertas por seus herbívoros, pois sofrem altos valores de herbivorismo, mas o impacto nas plantas pioneiras é menor do que nas persistentes, devido ao baixo custo na manutenção dessas folhas e à alta taxa de desenvolvimento. Esse autor propõe que a qualidade do *habitat* determina o tipo e a extensão do comprometimento com defesa anti-herbívoro, qualidade definida como ambientes onde é possível um desenvolvimento rápido, ao contrário de ambientes de baixa qualidade, onde o desenvolvimento é limitado por algum fator abiótico, como água, luz e nutrientes. Além disso, na literatura, são citadas espécies com folhas jovens contendo substâncias secundárias e, em alguns casos, em maiores

Quadro 8. Correlações (r) entre porcentagem total de óleo essencial e área foliar total estimada de indivíduos de *Hyptis suaveolens* amostrados nas seis populações e a probabilidade (P) das análises da variância a partir das regressões e número de plantas amostradas

Populações	Plantas amostradas	Coefficiente de correlação	Nível de probabilidade
	n. ^o	r	P
UNICAMP-sombra	6	0,180	0,73
UNICAMP-sol	25	-0,190	0,36
Sumaré-sombra	30	0,072	0,71
Sumaré-sol	26	0,014	0,95
Santa Genebra-sombra	30	0,027	0,89
Santa Genebra-sol	31	0,079	0,67

concentrações do que nas folhas maduras (Coley & Aide, 1991). Entretanto, a importância de tais substâncias na defesa de folhas jovens é pouco entendida. Algumas espécies nas florestas tropicais secas podem escapar de seus herbívoros antecipando a produção de folhas novas em épocas de baixa densidade de herbívoros, ou tendo produção sincrônica de folhas e rápida expansão foliar, de modo que o dano causado seja baixo para as espécies de herbívoros que se especializaram, em função da grande massa foliar disponível (Aide, 1992, 1993). A relação, portanto, entre plantas pioneiras e persistentes, ervas e árvores, seria um resultado da qualidade de microambientes e não da aparência das mesmas. Igualmente, Zucker (1983) tem argumentado que os taninos estão no grupo de defesas qualitativas e não quantitativas, como descrito por Feeny (1976), sendo a heterogeneidade de taninos alta em plantas hospedeiras de fitófagos especialistas.

Outros trabalhos, como os de Brown (1984, 1985, 1987), questionam a generalidade do modelo coevolutivo fitófago/planta de Feeny (1976) e Rhoades & Cates (1976), uma vez que as borboletas aposemáticas das subfamílias Ithomiinae, Danainae e Acraeinae desprezam as substâncias tóxicas das suas hospedeiras; as duas primeiras buscam alcalóides pirrolizidínicos (PAs) através de interações mutualísticas entre adultos e flores que eles polinizam, enquanto a última ingere e excreta essas substâncias, preferindo defender-se por biossíntese de glicosídeos cianogênicos em todos os estádios. Nesse caso, as plantas estariam sacrificando seus tecidos vegetativos e suas substâncias de proteção química para manter uma associação de mutualismo e, não, de herbivoria.

Portanto, as interações químicas e evolutivas entre fitófagos e suas plantas hospedeiras não obedecem a um modelo único, mas têm-se revelado muito complexas, necessitando de estudos profundos, especialmente nas zonas tropicais.

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, alta diversidade química intra- e interespecífica traria

conseqüências benéficas, como a inibição da evolução de resistência por pragas, através do plantio de diferentes linhas resistentes da mesma espécie, e também a rotação de culturas.

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 & O'Dowd (1976) argumentam que plantas próximas entre si com propriedades repelentes (espinhos, toxinas, odores), 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. Ambientes heterogêneos podem reduzir, pois, a eficiência dos herbívoros e o grau de herbivoria dentro de determinada área e tendem a reduzir a incidência de pragas em geral (Risch et al., 1983).

Quadro 9. Coeficiente de correlação (r) entre porcentagem média dos componentes químicos mais abundantes nos óleos essenciais e grau de herbivoria ajustado das populações de *Hyptis suaveolens* e a probabilidade (P)

Componentes	r	P
Pico 2	0,048	0,939
Pico 5 Betapineno	-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 Betafelandreno	-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 Alfaterpinoleno	0,712	0,177
Pico 30 Betacariofileno	-0,784	0,116
Pico 33	-0,450	0,447

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

Quadro 10. Coeficientes de correlação (r), graus de liberdade (n) e probabilidade (P) da análise da variância a partir da regressão das relações obtidas a partir das populações de *Hyptis suaveolens*

Interações	n	r	P
Somatório da variância química x área foliar média	5	0,340	0,58
Somatório 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 somatório da variância química	5	0,790	0,11

Também é muito importante a manutenção de programas de estudos de populações naturais de insetos, o que pode conduzir a uma base teórica para desenvolvimento de controle biológico de insetos, pragas e plantas daninhas. O conhecimento dos padrões de resistência natural de plantas silvestres seria útil nos cruzamentos de plantas cultivadas (Gilbert, 1980). Gilbert (1977) sugere um modelo no qual a erva daninha *Passiflora mollissima*, que é uma praga no Havaí, 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 disso é o rápido desenvolvimento de resistência aos agrotóxicos, muito mais rapidamente que nas zonas temperadas (Janzen, 1973).

Os resultados deste trabalho vêm reforçar a idéia de que a variabilidade genética protege populações vegetais contra o ataque de seus herbívoros e dificulta a evolução de contra-adaptações em pragas generalistas. Esse mecanismo poderia ser utilizado na agricultura para evitar ataques de insetos e reduzir o emprego de inseticidas.

4. CONCLUSÕES

1. Variações químicas intrapopulacionais retardaram o desenvolvimento de herbívoros generalistas. O *Pyrausta insignatalis* parece ter-se especializado em *Hyptis suaveolens*, uma vez que a variação nos monoterpenos em *H. suaveolens* não interferiu no desenvolvimento da mariposa.

2. Existe uma correlação negativa entre variação de terpenos e grau de herbivoria.

3. As populações tornaram-se mais suscetíveis ao ataque de seus herbívoros na fase que antecedia a floração. Não se obtiveram correlações positivas entre aparência e intensidade de herbivoria. Entretanto, observações de campo sugeriram que existe relação entre aparência e intensidade de herbivoria para herbívoros generalistas.

4. A variabilidade genética em composição química foi estratégia importante na defesa contra herbívoros, reduzindo-lhes a sobrevivência e a eficiência.

AGRADECIMENTOS

Aos órgãos CNPq e CAPES, pelo auxílio financeiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIDE, T.M. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica*, College Park, **24**(4):532-537, 1992.
- AIDE, T.M. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, Durham **74**(2):455-466, 1993.
- ARRHENIUS, S.P. & LANGENHEIM, J.H. Inhibitory effects of *Hymenaea* and *Copaifera* leaf resins on the leaf fungus, *Pestalotia subcuticularis*. *Biochemical Systematics and Ecology*, Oxford, **11**(4):361-366, 1983.
- ATSATT, P.R. & O'DOWD, D.J. Plant defense guilds. *Science*, Washington, **193**:24-29, 1976.
- BEGOSSI, A. & BENSON, W.W. Host plants and defense mechanisms in Oedionychina (Alticinae). In: JOLIVET, P.; PETITPIERRE, E. & HSIAO, T.H. *Biology of Chrysomelidae*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 1988. p.57-71.
- BRAATTSTEN, L.B.; WILKINSON, C.F. & EISNER, T. Herbivore-plant interactions: mixed-function oxidases and secondary plant substances. *Science*, Washington, **196**:1349-1352, 1977.
- BROWN JR., K.S. Adult-obtained pyrrolizidine alkaloids defend Ithomiine butterflies against a spider predator. *Nature*, London, **309**:707-709, 1984.
- BROWN JR., K.S. Chemical ecology of the hydropyrrolizidine alkaloids in adult Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista Brasileira de Biologia*, **44**: 435-460, 1985.
- BROWN JR., K.S. Chemistry at the Solanaceae/Ithomiinae interface. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Saint Louis, **74**:359-397, 1987.
- BULL, D.L. & WHITTEN, C.J. Factors influencing organophosphorus insecticide resistance in tobacco budworms. *Journal of the agricultural and food chemistry*, Washington, **20**(3):561-564, 1972. CAMMERLOHER, H. *Blütenbiologie I - Wechselbeziehungen zwischen blumen und insekten*. Berlin, Gebrüder, 1931. 199p.
- CATES, R.G. The interface between slugs and wild ginger: some evolutionary aspects. *Ecology*, Durham, **56**:391-400, 1975.
- CATES, R.G. & ORIAN, G.H. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology*, Durham, **56**:410-418, 1975.
- CHAN, B.G.; MAHONEY, N. & WAISS, JR., A.C. A quantitative method for gossypol and its analogs. In: BELTWIDE COTTON PRODUCTION RESEARCH CONFERENCES, San Antonio, 1983. *Proceedings*. Memphis National Cotton Council of America, 1983. p.64-65.
- CHAN, B.G.; WAISS JR., A. C. & LUKHPAHR, M. Condensed tannin an antibiotic chemical from *Gossypium hirsutum*. *Journal of Insect Physiology*, Oxford, **24**:113-118, 1978.
- COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, Durham, **53**:209-233, 1983.
- COLEY, P.D. Patronos en las defensas de las plantas: porqué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Revista de Biología Tropical*, San José, **35**(1):151-164, 1987.
- COLEY, P.D. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, Heidelberg, **74**:531-536, 1988.
- COLEY, P. D. & AIDE, T. M. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: PRICE, P. W.; LEWINSON, T. M.; FERNANDES, G.W. & BENSON, W.W. Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. New York, John Wiley & Sons, 1991. p.25-49.
- CRAVEIRO, A.A.; FERNANDES, A.G.; ANDRADE, C.H.S.; MATOS, F.J. de A.; ENCAR, J.W. de & MACHADO, M.I.L. *Óleos essenciais de plantas do Nordeste*. Fortaleza, Universidade Federal do Ceará, 1981. 210p. FEENY, P. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, New York, **10**:1-40, 1976.
- FEENY, P. Defensive ecology of the Cruciferae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Saint Louis, **64**:221-234, 1977.
- FLORES, S.E. & MEDINA, J.D. Estudio preliminar de los componentes del aceite esencial de *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. *Acta Científica Venezolana*, Caracas, **21**:161-162, 1970.
- GILBERT, L.E. 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., 1977. p.399-413. (Colloques internationaux du C.N.R.S., 265)

- GILBERT, L.E. Food web organization and the conservation of Neotropical diversity. In: SOULE, M. & WILCOX, B. *Conservation biology: an evolutionary ecological perspective*. Sunderland, M.A., Sinauer, 1980. p.5-36.
- GILDEMEISTER, E. & HOFFMAN, Fr. Ol von *Hyptis suaveolens*. In: GILDEMEISTER, E. & HOFFMAN, Fr., eds. *Die aetherischen oele*, Berlin, Akademie Verlag, 1961. v.7, p.472-473.
- 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. Óleos essenciais da Amazônia VII (1). *Acta Amazonica*, Manaus, **11**(1):143-148, 1981.
- GROSS, D. Growth regulating substance of plant origin. *Phytochemistry*, Oxford, **14**:2105-2112, 1975.
- HALLIGAN, J.P. Toxic terpenes from *Artemisia californica*. *Ecology*, Durham, **56**:999-1003, 1975.
- HESS, D. Terpenoids. In: HESS, D. *Plant physiology; molecular, biochemical and physiological fundamentals of metabolism and development*. New York, Springer-Verlag, 1975. p.99-116.
- JANZEN, D.H. Tropical agroecosystems. *Science*, Washington, **182**:1212-1219, 1973.
- LANGENHEIM, J.H.; FOSTER, C.E. & MCGINLEY, R.B. Inhibitory effects of different quantitative compositions of *Hymenaea* leaf resins on a generalist herbivore *Spodoptera exigua*. *Biochemical Systematics and Ecology*, Oxford, **8**:385-396, 1980.
- LANGENHEIM, J.H.; STUBBLEBINE, W.; FOSTER, C. & NASCIMENTO, J.C. 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 Amazonica*, Manaus, **7**(3): 335-354, 1977.
- LEVIN, D.A. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto, **7**:121-159, 1976.
- LUZ, A.I.R.; ZOGHBI, M.G.B.; RAMOS, L.S.; MAIA, J.G.S. & SILVA, M. L. da. Essential oils of some amazonian Labiatae I - Genus *Hyptis*. *Journal of Natural Products*, Pittsburg, **47**(4):745-747, 1984.
- MANCHAND, P.S.; WHITE, J.D.; FAYOS, J. & CLARDY, J. Structures of suaveolic acid and suaveolol. *Journal of Organic Chemistry*, Washington, **39**:2306-2307, 1974.
- MISRA, T.N.; SINGH, R.S.; OJHA, T.N. & UPADHYAY, J. Chemical constituents of *Hyptis suaveolens* - Part. I - Spectral and biological studies on a triterpene acid. *Lloidia*, Cincinnati, **44**(6):735-738, 1981.
- MOONEY, H.A. & GULMON, S.L. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *Bioscience*, Washington, **32**(3):198-206, 1982.
- NAYAK, U.G. & GUHA, P.C. Essential oil from *Hyptis suaveolens* Poit. *Journal of the Indian Chemical Society*, Calcutta, **29**:183-186, 1952.
- ORIANI, G.H. & JANZEN, D.H. Why are embryos so tasty? *American Naturalist*, Chicago, **108**(963):581-592, 1974.
- QUEIROZ, R.B.; STUBBLEBINE, W.H. & SHEPHERD, G. Variação na composição de terpenos dentro e entre populações de *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. (Labiatae) na região de Campinas-SP. *Revista brasileira de Botânica*, São Paulo, **13**:75-81, 1990.
- REHR, S.S.; JANZEN, D.H. & FEENY, P.P. L-Dopa in legumes seeds: a chemical barrier to insect attack. *Science*, Washington, **181**:81-82, 1973.
- RHOADES, D.F. & CATES, R.G. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances in Phytochemistry*, New York, **10**:168-213, 1976.
- RICE, E.L. Some roles of allelopathic compounds in plant communities. *Biochemical Systematics and Ecology*, Oxford, **5**(3):201-206, 1977.
- RISCH, S.J.; ANDOW, D. & ALTIERI, M.A. Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Environmental Entomology*, College Park, **12**:625-629, 1983.
- ROCKWOOD, L.L. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology*, Durham, **54**(6):1363-1369, 1973.
- SEIGLER, D.S. Primary roles for secondary compounds. *Biochemical Systematics and Ecology*, Oxford, **5**(3):195-199, 1977.
- SMITH, R.H. Effect of monoterpene vapors on the western pine beetle. *Journal Economic Entomology*, Washington, **58**(3):509-510, 1965.

- SMITH, R.H. Resin quality as a factor in the resistance of pines to bark beetles. In: GERHOLD, H.D.; McDERMOTT, R.E.; SCHEINER, E.J. & WINESHEI, J.A., eds. *Breeding pest-resistant trees*. Oxford, Pergamon, 1966. p.189-196.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. *Biometry*. 2.ed. San Francisco, Freeman, 1981. 859p.
- UPADHYAY, J.; SINGH, R.S. & MISRA, T.N. Chemical constituents of *Hyptis suaveolens* Poit. *Indian Journal Pharmaceutical Science*, Bombay, **44**(2): 19-20, 1982.
- WHITTAKER, R.H. & FEENY, P.P. Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science*, Washington, **171**:757-770, 1971.
- WILLIAMS, N. H. Floral fragrances as cues in animal behavior. In: JONES, C.E. & LITTLE, R.J., eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York, Scientific and Academic, 1983. p.50-72.
- ZUCKER, W.V. Tannins: does structure determine function? An ecological perspective. *American Naturalist*, Chicago, **121**:335-365, 1983.