

RESUMO

Investigações recentes apontam a grande variação na produção de diversas micromoléculas protetoras ou sinalizadoras de plantas, de acordo com suas relações ecológicas locais e imediatas, mudando-se continuamente com o tempo, o espaço, e a natureza das interrelações. Esta flexibilidade quimiossintética das plantas, tanto genética como fisiológica, podendo aumentar a canalização de energia para caminhos de fabricação da farma cos úteis, pode ser aproveitada através de estudos dessa variação, e de seleção tanto de genes como de regimes ambientais ótimos para produtividade e pureza das substâncias desejadas (Engenharia Ecológica de plantas medicinais).

INTRODUÇÃO

A variação em populações naturais de plantas e animais é a base da sua resistência perante as pressões ambientais. Também é a matéria-prima da seleção natural, o processo que devia ter levado à exagerada diversidade de vida que existe hoje na Terra. Essa variação, muito evidente em nível superficial até na própria espécie humana, é sempre revelada por estudos bioquímicos em qualquer microorganismo, planta, invertebrado ou vertebrado investigado. Não obstante, é encarada como um fenômeno incômodo pelos químicos de produtos naturais que preferem não medi-la nem considerar suas fontes e conseqüências. De fato, a variação reduz as possibilidades de generalização de propriedades medicinais ao nível de população, espécie, gênero e família taxonômica. Não infreqüentemente leva a sérios embaraços, quando uma planta medicinal é benéfica em um lugar ou um ambiente revêla, após recomendação entusiasmada, ser ineficaz ou até venenosa em outro lugar ou sob outras condições ambientais. A presença incômoda de variação, dando surpresas e desapontamento em todos os níveis de investigação de plantas medicinais (Tétényi, 1970), é hoje reconhecida como inevitável em trabalhos que reúnem ciências, cientistas e métodos das áreas exatas e naturais.

(*) Apoiado pela FAPESP, FUNCAMP/RHODIA, e o CNPq (Bolsa de Pesquisa).

(**) Laboratório de Ecologia Química, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, C.P. 6109, Campinas - SP.

Aos poucos, está sendo reconhecido que essa variação pode ocorrer ao longo de diferentes eixos temporais e espaciais, tanto genéticos (indivíduo, população, taxonomia) quanto ecológicos (pressões de variação em clima ou solos, parasitas, predadores, competidores, patógenos) e fisiológicos (estágio de desenvolvimento, ritmo estacional ou circadiano, alocação de energia, caminhos metabólicos alternativos, hormônios, estado reprodutivo) (Tétényi, 1970). O estudo dos fatores envolvidos na variação tem ajudado, em certos casos, a entender suas razões de ser, e apreciar sua importância para a adaptação dos indivíduos aos seus ambientes, para atingir a maior probabilidade de reprodução (aumentar sua aptidão).

Em princípio, deve ser possível utilizar o conhecimento dos fatores que influenciam a variação de plantas medicinais para fazer que essas plantas produzam as substâncias ou misturas de atividade benéfica mais consistentemente, em maiores quantidades, mais acessíveis e mais fáceis de extrair, padronizar, e utilizar. Esta "seleção artificial" é a base de melhoramento genético de plantas e animais, praticado pelo homem desde o início da domesticação dessas espécies. Não menos antigo é o manejo de populações naturais em benefício ao homem, universal em povos integrados com seus ambientes aborígenes. Uma combinação dessas práticas tradicionais com o conhecimento da ciência moderna poderia levar a uma "engenharia" de plantas medicinais, estabilizando sua utilidade e sua ação. Aqui serão examinados alguns aspectos do lado ecológico dessa "engenharia", indicando possíveis medidas para otimizar a utilidade das plantas medicinais através de compreensão e controle dos seus ambientes.

Benson (1979) define a "Engenharia Ecológica" como "a produção de comunidades artificiais que combinam as propriedades de estabilidade energética e adaptativa e a produção de materiais e/ou condições benéficas ao homem". Levado ao nível de ecologia populacional de plantas medicinais, o mesmo termo indicaria o manejo do ambiente físico e biótico de tais plantas, para dirigir o fluxo de energia e matéria e otimizar a produção e o armazenamento de princípios químicos desejáveis. Como proceder-se-ia para atingir tal objetivo?

Varição química em plantas medicinais

Trabalhos pioneiros de entendimento e controle de variação química em princípios ativos de plantas medicinais incluem especialmente as pesquisas de Tétényi (1970) e Mothes (1976) com *Papaver* e de Abraham et al. (1968) com *Withania somnifera*. Até 1970, já era evidente que a formação de "quimótipos" genéticos em regiões diferentes podia ser esperado, e uniformidade química de plantas medicinais a longo de transetos geográficos era excepcional, dado o quadro geral de variação contínua ou descontínua nas substâncias ativas. Durante os anos 70, começou um interesse nos papéis naturais das substâncias medicinais de plantas, junto com uma análise de seu custo às plantas em relação ao benefício às mesmas (Chew & Rodman, 1979). Estudos de variação química temporal foram realizados dentro de populações únicas (Wisdom & Rodriguez, 1982) e dentro do mesmo indivíduo (Tabelas 1 e 2, e McKey, 1979), já sendo bem conhecidas as diferenças químicas entre partes da mesma planta. Quando T. Robinson (1974) apontou que a composição química de

alcalóides em várias plantas diferia apreciavelmente de acordo com a hora do dia ou da noite, a dimensão temporal da variação foi levada a um nível quase imediatista. Ao mesmo tempo, ecólogos químicos focalizaram estudos nas defesas facultativas de plantas (Harborne, 1973; Janzen, 1979; Chew & Rodman, 1979). Demonstraram inicialmente para o caso de agressão por microorganismos e fungos, e depois para o ataque de pragas (Hart et al., 1983) que era possível estimular uma superprodução de substâncias defensivas (eventualmente também medicinais), frequentemente ausentes em plantas não agredidas, através de pressões de inimigos que ativaram bancos inteiros de genes biossintéticos. Este efeito foi levado também a suas dimensões mais amplas com a descoberta de variação química individual, às vezes exagerada, tanto quantitativa como qualitativa, entre folhas na mesma planta (Schultz, 1983, 1984), e correlação disto com fatores históricos de ataque a folhas individuais e até comunicação química (interna e externa) entre elas (Schultz, 1984). Tabela 3 (adaptada e atualizada de Rhoades, 1979) indica a magnitude e o caráter geral das respostas regulatórias rápidas e lentas, de plantas a fatores ambientais diversos sugeridas e geralmente sustentadas por experiências adequadas.

Um resumo desses resultados, e muitos outros nos últimos anos, está apresentado na Tabela 4, que deve dar alguns subsídios iniciais para a Engenharia Ecológica de plantas medicinais. Pelo que se pode ver, com um pouco de conhecimento firme sobre as respostas regulatórias e evolutivas de uma população de plantas úteis a diversas pressões e variações ambientais, deve ser possível manejar em maior ou menor grau o ambiente de plantações comerciais ou naturais para continuamente canalizar os esforços das plantas para a produção dos princípios químicos desejáveis. Do outro lado um desrespeito aos fatores ambientais que eventualmente permitem, provoquem ou bloqueiem esses caminhos biossintéticos deve resultar em apreciável perda de atividade medicinal nas plantas medicinais cultivadas - algo semelhante à perda de virulência de patógenos em cultura, ou a perda de viabilidade ou especialização em criações animais.

Como utilizar a variação natural?

Dentro deste Simpósio, merecem destaque pelos menos duas observações sobre prováveis efeitos ambientais sobre a potência de plantas medicinais brasileiras. Maria Alice Ramalho salientou que uma Verônica-de-Igapó (*Dalbergia*) crescendo em situação ruderal ao lado do seu ambiente natural, forneceu um rendimento mais baixo de atividade medicinal, e recomendou a conservação cuidadosa do ambiente natural no plantio de plantas medicinais. Diversas vezes, Dr. Richard Evans Schultes notou que indígenas percebem grandes diferenças em utilidade entre plantas individuais, indistinguíveis pelos botânicos, com idades ou estados reprodutivos diferentes (Tabela 4a) ou crescendo em diversos solos ou ambientes (Tabela 4, B-1). Os resultados com Apocynaceae, Solanaceae, e Compositae-Eupatorieae enfatizam os resultados de pressões bióticas diferentes em plantas medicinais (Tabela 4, B-2).

Respeitando o resumo analítico de fatores indicados na Tabela 4, parece que o criador de plantas medicinais seria muito sábio e bem sucedido se seguir a risca os conselhos da Maria Alice Ramalho. Isto incluiria um levantamento cuidadoso não somente de

fatores genéticos (Lincoln & Langenheim, 1981) e fisiológicas afetando o teor de substâncias desejáveis (raramente feito para plantas medicinais), como também uma avaliação cuidadosa do ambiente, especialmente elementos de pressão ambiental (deficiência ou excesso de água ou nutrientes, qualidade do solo, clima sazonal, fogo, perturbação, desastres; fitófagos e microorganismos associados, polinizadores e dispersores, competidores, substâncias químicas injetadas ou absorvidas de outros organismos) que poderiam estar reduzindo, mantendo ou aumentando o teor de compostos defensivos, ou provocando a produção de novas substâncias com atividade importante. Conhecendo esses fatores, deveria cuidar de mantê-los equilibrados de tal forma que o rendimento máximo sustentável de substâncias medicinais será sempre obtido na extração da planta. Assim, estaria 'manejando' o ambiente da planta para canalizar sua energia e matéria à síntese de substâncias importantes para ela no ambiente que sente (mesmo se mantido artificialmente), e finalmente sua utilização pelo homem - uma Engenharia Ecológica de um sistema vivo que já demonstrou grande importância e utilidade.

SUMMARY

Recent phytochemical and ecological investigations in many parts of the world, including in our laboratories on dehydropyrrolizidine alkaloids in Compositae, alkaloids and steroidal bitter principles in Solanaceae and various toxins of Apocynaceae-Parsonsiaceae, have revealed a large variability in the production of diverse micromolecules which protect plants or serve in their communication. The qualitative and quantitative plant chemistry varies in accord with immediate and local macroecological conditions, changing continuously through time, space, and the dynamics of interrelations with other organisms. Such a genetic and physiological variability in the chemosynthetic capacities of plants could permit the increase, reduction, or channeling of energy into biosynthetic pathways leading to useful pharmaceuticals. It would be best harnessed through detailed studies of the variations possible, coupled with selection of both gene-sets and environmental regimes to optimize the productivity and purity of the desirable substances [Ecological Engineering of medicinal plants].

Tabela 1. Concentrações relativas (B = baixa, A = alta) de classes de substâncias secundárias em plantas*.

Classe de Composto	Plantas: gênero (família ^{2,3})	Folhas jovens/velhas	Interna/externa
I. Fenólicos			
A. Taninos	<i>Pteridium</i> (Pp), <i>Quercus</i> (Fg), <i>Heteromeles</i> (Ro) <i>Eucalyptus</i> (My), <i>Gossypium</i> (Ml), <i>Barteria</i> (Pa) ⁵ <i>Geranium</i> (Gn)	B / A A / B	B / A
B. Resinas fenólicas	<i>Larrea</i> (Z)	A / B	
C. Polifenóis	<i>Nicotiana</i> (So)	A / B	
D. Ácido clorogênico	<i>Helianthus</i> (Co) <i>Rhamnus</i> (Rh), <i>Sorghum</i> (Gr)	B / A A / B	
E. Quinonas condensadas	<i>Rheum</i> (Po), <i>Hypericum</i> (Gu)	A / B	
F. Ácido protocatecúico	<i>Allium</i> (Li)		B / A
G. Cumarinas	<i>Zanthoxylum</i> (Ru)		B / A
II. Alcalóides			
A. Quinolizidinas	<i>Sophora</i> (Lg) <i>Lupinus</i> (Lg)	B / A A / B	B / A
B. Tropanos	<i>Atropa</i> (So)	A / B	
C. Esteróides (glico-)	<i>Solanum</i> (So), <i>Veratrum</i> (Li)	A / B	B / A
D. Colchicina	<i>Colchicum</i> (Li)	A / B	
E. Triptaminas	<i>Phalaris</i> (Gr)	A / B	
F. Benzil-tetraidro- isoquinolefinas	<i>Berberis</i> (Bb) <i>Mahonia</i> (Bb), <i>Lophocereus</i> (Ct)	B / A	B / A
G. Indol-terpênicos	<i>Rauwolfia</i> (Ap)		B / A

Tabela 1. (continuação)

Classe de Composto	Plantas: Gênero (família**)	Folhas jovens/velhas	Interna/externa
III. Amino-ácidos não protéicos			
A. N-metil-L-serina	Dichapetalum (Dc)	A / B	
B. Ácido stizolóbico	Mucuna (Lg)	A / B	
C. L-DOPA	Mucuna (Lg)	B / A	
IV. Glicosídeos cianogênicos	Pteridophyta, Rosaceae, Phaseolus (Lg), Pangium (Fl) Hydrangea (Sx), Acacia (Lg), Platanus (Pl), Heterome- les (Ro), Manihot (E), Nandina (Bb), Alocasia (Ar) - Barteria (Pa) ⁵ e outros.	A / B	B / A
V. Inibidores de proteinases	Solanaceae, outras famílias	A / B	
VI. Glicosinolatos	Brassica (Cr)	A / B	
VII. Saponinas	Agave (Li) Dioscorea (Di)	B / A	B / A
VIII. Cardenolidas	Asclepias (As), Digitalis (Sc)	A / B	

(*) Condensado de McKey, 1979: 84-85, 113; para referências, veja essas tabelas (ou, se indicadas por superscrito, Tabela 3). O volume de trabalhos publicados em 1978-1984 é demasiadamente grande para ser incluído aqui; geralmente apenas reforça a ampla os padrões indicados. Veja especialmente Kaplan et al., 1984a, 1984b.

(**) Famílias (abreviações em ordem alfabética): Ac, Aceraceae; Ap, Apocynaceae; Ar, Araceae; As, Asclepiadaceae; Bb, Berberidaceae; Bt, Betulaceae; Ch, Chenopodiaceae; Co, Compositae; Cr, Cruciferae; Ct, Cactaceae; Cy, Cyperaceae; Dc, Dichapetalaceae; Di, Dioscoreaceae; E, Euphorbiaceae; Fg, Fagaceae; Fl, Flacourtiaceae; Gn, Geraniaceae; Gr, Gramineae; Gu, Gut tiferiae; Lg, Leguminosae; Li, Liliaceae; Ml, Malvaceae; My, Myrtaceae; Pa, Passifloraceae; Pi, Pinaceae; Pl, Platanaceae; Po, Polygonaceae; Pp, Polyodiaceae; Ra, Ranunculaceae; Rb, Rubiaceae; Rh, Rhamnaceae; Ro, Rosaceae; Ru, Rutaceae; Sc, Scro phulariaceae; So, Solanaceae; Sx, Saxifragaceae; U, Umbelliferae; Z, Zygophyllaceae.

Tabela 2 - Distribuição e concentração de alcalóides deidro-pirrolizínicos e seus N-óxidos em diferentes idades e partes de Compositae (Eupatorieae)
(segundo Brown, 1984, 1985, 1986) n.d. = não determinado

Concentração total de alcalóide em % de peso seco da parte (% do total como N-óxido)

Alcalóide	Planta	Condições	Folhas		Hastes	Raízes	Flores jovens		Flores maduras			Frutos:	
			jovens	velhas			Invólucro	Flor inter.	Invólucro	Flor super.	Nectário	Sementes	
Rinderina	<i>Eupatorium maximilliani</i>	Floração	0,24(54)	n.d.	0,23(13)	n.d.	0,41(23)	1,67(80)	0,25(30)	0,82(70)	2,20(17)	0,87(57)	
Indicina	<i>Eupatorium betonicaeforme</i> Bertloa	Floração, nov.	0,59(46)	0,00(-)	0,07(88)	0,56(55)	1,07(49)	3,22(57)	0,61(42)	1,64(42)	3,30(40)	0,38(22)	
Indicina + alc. novo	" <i>Campinas</i> , março:	Floração	0,13(23)	0,02(53)	0,01(5)	0,16(69)	0,78(32)	2,90(47)	0,80(40)	1,22(54)	3,24(40)	0,71(53)	
		Planta jovem	0,03(55)	n.d.	0,03(25)	0,02(87)	n.d.			n.d.		n.d.	
Licopsamina	<i>Trichogonia gardneri</i>	Floração, jun.	3,50(12)	n.d.	0,24(18)	n.d.	1,70(73)	2,20(77)	1,16(79)	2,90(49)	4,10(32)	2,13(49)	
		" ,set.	1,82(19)	n.d.	0,93(13)	n.d.	2,86(38)	4,93(48)	2,67(47)	5,03(52)	7,70(60)	0,80(37)	

Tabela 3. Respostas químossintéticas de plantas e diversas experiências de estímulo do ambiente*.

Classe de Composto	Planta ^{ab} : Gênero (Fam)	Estímulo	Resposta química (nas substâncias); efeitos ^{abbb}	Ref.*
I. Fenólicos				
A. Totais	30 árvores	Falta de nutrientes	Aumentam	2
	<i>Helianthus</i> (Co)	Falta de fosfato	Aumentam	3
	<i>Carex</i> (Cy)	Dano mecânico	Aumentam 30-40%	1
	<i>Pinus</i> (Pi)	Ataque de hemíptero	Aumentam	1
	<i>Betula</i> (Bt)	Dano mecânico	Aumentam; retarda-se pupação de uma mariposa	1
	<i>Barteria</i> (Pa)	Luz intensa	Aumentam	5
B. Taninas	<i>Pteridium</i> (Pp)	Sombra	Diminuem	7
	<i>Prunus</i> (Ro)	Sombra ou doença	Diminuem	1
	<i>Acer</i> (Ac)	Poluição de SO ₂	Diminuem	1
	<i>Rubus</i> (Rb)	Sombra	Diminuem	1
C. Resinas	<i>Pinus</i> (Pi)	Ataque de himenóptero	Aumentam	1
	<i>Larix</i> (Pi)	Desfoliação por mariposa	Aumentam; matam larvas, reduzem fecundidade	1
D. Protoantocianidinas	<i>Carex</i> (Cy)	Dano mecânico	Aumentam 40-50%	1
E. Cumestrol	<i>Medicago</i> (Lg)	Ataque por pulgões	Produção estimulada	1
F. Ácidos fenólicos	<i>Sorghum</i> (Gr)	Ataque por insetos ou patógenos; luz intensa	Aumentam	6
II. Alcalóides				
A. Quinolizidinas	<i>Lupinus</i> (Lg)	Ausência de luz	Aumentam	1

Tabela 3. (continuação)

Classe de Composto	Planta**; Gênero (Fam)	Estímulo	Resposta química (nas substâncias); efeitos	Ref.*
VI. Terpenóides				
A. Monoterpenos	Hedeoma (Lb)	Frio, sombra	Diminuem	10
	Pinus (Pi)	Enfraquecimento	Diminuem	1
		Ataque por besouro	Aumenta limoneno	11
B. Sesquiterpeno-lactonas	Encelia (Co)	Chuva, ataque por insetos	Aumentam	12
C. Mímicos de hormônio juvenil	Abies (Pi)	Ataque por pulgão	Aumenta produção	1
D. Resinas	Coníferas (Pi)	Falta de nutrientes	Diminuem	1
VII. n-Tridecano	Lycopersicon (So)	Dia curta, sombra	Diminui	13
VIII. Desconhecidos	Beta (Ch)	Infestação por cigarrinha	Morrem as pragas	1
	Rumex (Po)	Ataque por besouro	Retarda cresc. da praga	1
	Picea (Pi)	Ataque por gorgulho	Retarda cresc. da praga	1

(*) Ampliado e adaptado de Rhoades, 1979: 19-21, 26-27 (= referência 1); veja bibliografia incluída ali. Outras referências: 2=McKey et al., 1978; 3=Koeppel et al., 1976; 4=Sinden et al., 1978; 5=Waterman et al., 1984; 6=Woodhead, 1981; 7=Laycock, 1975; 8=Laycock, 1978; 9=Coulman et al., 1977; 10=Firmage, 1981; 11=Sturgeon, 1979; 12=Wisdom & Rodrigues, 1982; 13=Kenedy et al., 1981.

(**) Para abreviações de famílias de plantas, veja Tabela 1 (roda-pê).

(***) Os tempos de resposta aos estímulos ambientais variam de 2 dias a um ano; os tempos de relaxamento da resposta, entre 18 dias e 5 anos, segundo Rhoades, 1979 (tabela).

300 Tabela 3. (continuação)

Classe de Composto	Planta ^{ab} : Gênero (Fam)	Estímulo	Resposta química (nas substâncias); efeitos ^{ab}	Ref.*	
B. Tropanos	<i>Atropa</i> (So)	Ausência de luz	Aumentam	1	
	<i>Datura</i> (So)	Redução de nutrientes	Aumentam	1	
C. Esteróides (glico-)	<i>Lycopersicon</i> (So)	Dia curto	Aumentam	4	
D. Pirrolizidinas	<i>Senecio</i> (Co)	Retirada de folhas	Aumentam 40-47%	1	
E. Triptaminas	<i>Phalaris</i> (Gr)	Dano mecânico	Aumentam	7	
F. Benzil-TH-isoquinol.	<i>Berberis</i> (Bb)	Ausência de luz	Aumentam	1	
G. Ricinina	<i>Ricinus</i> (E)	Ausência de luz	Aumentam	1	
H. Coniinas	<i>Conium</i> (U)	Seca ou calor	Aumentam	1	
I. Diterpênicos	<i>Delphinium</i> (Ra)	Herbicidas	Aumentam	8	
		Dano mecânico	Diminuem	9	
III. Nitrogênio total	<i>Larix</i> (Pi)	Desfoliação por mariposa	Diminui; morrem larvas, reduz fecundidade	1	
IV. Glicosídeos cianogênicos	<i>Manihot</i> (E)	Sombreamento	Aumentam	1	
	<i>Heteromeles</i> (Ro)	Dano por insetos	Aumentam	1	
	<i>Cynodon</i> (Gr)	Seca, geada, alta temperatura	Aumentam	1	
	<i>Sorghum</i> (Gr)	Seca, doença, inibição do desenvolvimento	Aumentam	1	
	<i>Zea</i> (Gr)	desenvolvimento			
	<i>Trifolium</i> (Lg)	Seca, ataque por insetos	Aumentam	1	
V. Inibidores de proteínases	<i>Solanum</i> (So)	Sombreamento	Aumentam	1	
		<i>Solanum</i> (So)	Ataque por besouro	Aumentam	1
		<i>Lycopersicon</i> (So)	ou dano mecânico		

Tabela A. Resumo dos fatores que podem afetar a produção de substâncias "secundárias" em plantas.

Fatores	Efeitos típicos	Possível modo de aplicação
I. Fisiológicos		
1. Idade	Plantas jovens e folhas novas com maiores concentrações	Extrair partes jovens das plantas
2. Ramificação	Aumento de partes jovens e de partes reprodutivas, com substâncias diferentes ou aumentadas	Incentivar por podas e supressão de dominância apical
3. Estado reprodutivo	Partes reprodutivas com maiores concentrações	Extrair flores e sementes
4. Ritmos estacionais ou circadianos	Ciclos de síntese de substâncias de classes diferentes	Verificar estações ou horas de produção máxima
5. Opções metabólicas	Fluxo de energia e matéria direcionado por hormônios	Determinar experimentalmente os efeitos de diversos hormônios
II. Ecológicos		
I. Abióticos (ambiente físico)		
a. Dano mecânico	Aumento de teores de substâncias defensivas ou protetoras	Poda freqüente quando substâncias desejáveis
b. Luz intensa	Aumento de produtividade de substâncias secundárias	Períodos de iluminação forte nas plantas
c. Calor, seca, geada	Aumento de teores de cianogênicos, fenólicos, alcalóides e outros; podem diminuir terpenos e outros	Manter as plantas sob regimes definidos de "stress" ambiental
d. Falta de nutrientes no solo	Aumento de teores de alcalóides e fenólicos; diminuem teores de resinas terpênicas	Manter níveis de nutrientes em faixas de produtividade ótima
e. Sombra, poluição	Diminuem teores de taninos; aumentam teores de cianogênicos e outros	Canalizar energia para fenólicos alternativos
II. Bióticos (ambiente vivo)		
a. Interação mutualística	Convergência química com altos níveis de poucas substâncias	Manter populações de polinizadores, dispersores e protetores
b. Interação antagonística	Divergência química com baixos ou altos teores de muitas substâncias	Controlar níveis de seleção e de escolha por inimigos vários
c. Sequestro de substâncias defensivas por fitófagos; ação de inimigos especialistas	Mudança ou eliminação das substâncias principais reconhecidas e usadas pelos especialistas	Manter regimes ótimos de ataque esporádica de inimigos especialistas coevoluídas com as plantas
d. Ataque por patógenos, desfoliação por fitófagos	Aumentam teores de substâncias; aparecem substâncias defensivas novas (facultativas) podem aumentar fibra e diminuir nitrogênio	Controlar biossíntese por regimes definidos de patogenicidade e herbivoria, otimizando produção das substâncias desejadas

Tabela 4. (continuação)

Fatores	Efeitos típicos	Possível modo de aplicação
a. Competição forte por recursos limitados	Produção de agentes alelopáticos; crescimento exagerado, redirecionamento de matéria e energia	Determinar níveis ótimos de densidade de populações e reencursos

Referências bibliográficas

- Abraham, A.; Kirson, I.; Glotter, E.; Lavie, D. - 1968. A chemotaxonomic study of *Withania somnifera* (L.) Dun. **Phytochemistry**, 7:957-62.
- Benson, W. W. - 1979. Ecologia Teórica. In: Anais do Simpósio sobre a Comunidade Vegetal como Unidade Biológica, Turística e Econômica, Publ. **ACIESP**, 15: 14-31.
- Brown, K. S., Jr - 1984. Adult-obtained pyrrolizidine alkaloids defend Ithomiine butterfly flies against a spider predator. **Nature**, 309: 707-709.
- - 1985. Chemical ecology of dehydropyrrolizidine alkaloids in adult Ithomiine (Lepidoptera: Nymphalidae). **Rev. bras. Biol.**, 44(4):435-60.
- - 1986. Chemistry at the Solanaceae/Ithomiinae interface. **Ann. Miss. bot. Garden**, 73 (no prelo).
- Chew, F. S. & Rodman, J. E. - 1979. Plant resources for chemical defense. In: Rosenthal G. A. & Janzen, D. H. (eds.), **Herbivores**, Academic Press, New York, pp. 271-307.
- Coulman, B. E.; Woods, D. L.; Clark, K. W. - 1977. Distribution within the plant, variation with maturity, and heritability of gramine and hordenine in reed canarygrass. **Can. J. Plant Science**, 57: 771-777.
- Firmage, D. H. - 1981. Environmental influences on the monoterpene variation in *Hedeoma drummondii*. **Biochem. Syst. Ecol.**, 9: 53-58.
- Harborne, J.B. (ed.) - 1972. **Phytochemical ecology**, Academic Press, N.Y., xiv + 272 pp; ver especialmente Deverall, B. J. - Phytoalexins, pp. 217-233.
- Hart, S. V.; Kogan, M.; Paxton, J. D. - 1983. Effect of soybean phytoalexins on the herbivorous insects Mexican Bean Beetle and Soybean Looper. **J. chem. Ecol.**, 9:657-672.
- Janzen, D. H. - 1979. New horizons in the biology of plant defenses. In: Rosenthal, G. E. & Janzen, D. H. (eds.), **Herbivores**, Academic Press, N.Y., pp. 331-350.
- Kaplan, M. A. C.; Figueiredo, S.; Gottlieb, O. R. - 1984a. Variação de cianogênese em plantas com a idade de suas folhas. **Cienc. Cultura**, 36 (7): SUPL., 554.
- Kaplan, M. A. C.; Espósito, R. C.; Castro, A. M. de; Gottlieb, O. R. - 1984b. Variação em taninos de plantas da restinga. **Cienc. Cultura**, 36 (7): SUPL. 554.
- Kennedy, G. G.; Yamamoto, R. T.; Dimock, M. B.; Williams, W. G.; Bordner, J. - 1981. Effect of day length and light intensity on 2-tridecanone levels and resistance in *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* to *Manduca sexta*. **J. Chem. Ecol.**, 7: 707-716.

- Koeppel, D. E.; Southwick, L. M.; Bittell, J. E. - 1976. The relationship of tissue chlorogenic acid concentrations and leaching of phenols from sunflowers grown under varying phosphate nutrient conditions. *Can. J. Bot.*, 54: 595-599.
- Laycock, W. A. - 1975. Alkaloid content of duncecap larkspur after two years of clipping. *J. Range Managem.*, 28: 257-259.
- - 1978. Coevolution of poisonous plants and large herbivores on rangelands. *J. Range Managem.*, 31:335-42.
- Lincoln, D. E. & Langenheim, J. H. - 1981. A genetic approach to monoterpenoid compositional variation in *Satureja douglasii*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 9: 153-160.
- McKey, D. - 1979. The distribution of secondary compounds within plants. In: Rosenthal, G. E. & Janzen, D. H. (eds.), *Herbivores*, Academic Press, New York, pp. 55-133.
- McKey, D.; Waterman, P. G.; Mbi, C. N.; Gartlan, J. S.; Struhsaker, T. T.-1978. Phenolic content of vegetation of two African rain forests: ecological implications. *Science*, 202: 61-64.
- Moths, K. - 1976. Secondary plant substances as materials for chemical high quality breeding in higher plants. In: Wallace, J. W. & Mansell, R. L. (eds.), *Biochemical interactions between plants and insects*, Recent Adv. Phytochem., Plenum, N. Y., 10: 385-405.
- Rhoades, D. F. - 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: Rosenthal, G. E. & Janzen, D. H. (eds.), *Herbivores*, Academic Press, New York, p.3-54
- Robinson, T. - 1974. Mechanism and function of alkaloids in plants. *Science*, 184:430-435.
- Schultz, J. C. - 1983. Patterns in defensive natural product chemistry. In: Hedin, P.A. (ed.), *Plant resistance to insects*, ACS Symp. Series, 208:37-54.
- - 1984. Ecological and evolutionary implications of chemical communication between plants. Conferência apresentada no 1º encontro anual da Sociedade Internacional de Ecologia Química, Austin, Texas, 10 de junho.
- Sinden, S. L.; Schalk, J. M.; Stoner, A. K. - 1978. Effects of day length and maturity of tomato plants on tomatine content and resistance to the Colorado Potato Beetle. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 103: 596:600.
- Sturgeon, K. B. - 1979. Monoterpene variation in Ponderosa pine xylem resin related to Western Pine Beetle predation. *Evolution*, 33: 803-814.
- Tétényi, P. - 1970. *Intraspecific chemical taxa of medicinal plants*. Chemical Publ. Co., N. Y., 225 pp., 1326 referências.
- Waterman, P. G.; Ross, J. A. M.; McKey, D. B. - 1984. Factors affecting levels of some phenolic compounds, digestibility, and nitrogen content of the mature leaves of *Barteria fistulosa* (Passifloraceae). *J. Chem. Ecol.*, 10: 387-401.
- Wisdom, C. & Rodrigues, E. - 1982. Quantitative variation of the sesquiterpene lactones and chromenes of *Encelia farinosa*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 10: 43-48.
- Woodhead, S. - 1981. Environmental and biotic factors affecting the phenolic content of different cultivars of *Sorghum bicolor*. *J. Chem. Ecol.*, 7: 1035-1047.