



UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

CÂMPUS DE BOTUCATU

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS

ALESSANDRA APARECIDA DOS SANTOS

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do
título de Doutora em Ciências Biológicas
(Botânica), AC: Fisiologia Vegetal**

BOTUCATU - SP

2021



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CÂMPUS DE BOTUCATU
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS

**DEFESA QUÍMICA, FENOLOGIA E DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE
Capsicum baccatum var. *baccatum* (SOLANACEAE) EM SERINGAIS DO NOROESTE
PAULISTA**

ALESSANDRA APARECIDA DOS SANTOS

PROF^a DR^a CARMEN SÍLVIA FERNANDES BOARO

ORIENTADORA

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do
título de Doutor em Ciências Biológicas
(Botânica), AC: Fisiologia Vegetal**

BOTUCATU - SP

- 2021-

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Santos, Alessandra Aparecida dos.

Defesa química, fenologia e desempenho fotossintético de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* (solanaceae) em seringais do noroeste paulista / Alessandra Aparecida dos Santos. - Botucatu, 2021

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Carmen Sílvia Fernandes Boaro
Capes: 20500009

1. Pimenta. 2. *Capsicum baccatum*. 3. Metabólitos.
4. Solanina. 5. Fenologia vegetal. 6. Seringais.

Palavras-chave: Defesa; Glicoalcaloides; Metabólitos especializados; Perfil de voláteis; Solanina.



AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha orientadora Dra. Carmen Sílvia Fernandes Boaro, grande ser humano, sem a qual não poderia ter desenvolvido este trabalho nesta jornada riquíssima de aprendizado;

Agradeço a todos da nossa equipe de trabalho Jonas Akenaton, Letícia Galhardo, Alberto Mongolo Junior, mas especialmente à Maria Aparecida R. Vieira e Felipe Giroto Campos, os quais me iluminaram com seus saberes, suas habilidades e mais que isso, com sua boa vontade e dedicação;

À doutora Márcia Ortiz Mayo Marques cuja parceria e direcionamento se converteram em grande incentivo para o meu desenvolvimento intelecto-pessoal;

Aos meus amigos Maria José Salesse, Heitor Moisés Salesse, Vitória Moisés Salesse e Carlos Monteiro que me ajudaram na preparação da área de estudo e marcação das pimenteiras;

Ao meu querido amigo Geraldo César Salesse sem o qual eu nunca teria encontrado as áreas de estudo e nunca teria conseguido realizar esse sonho de estudar essa planta tão especial para mim;

Aos proprietários das fazendas Lunardelli e Muracoshi que permitiram o acesso às pimenteiras para execução deste projeto, senhor João Rodrigues Filho e Gustavo Lunardelli;

À instituição Unifai (Centro Universitário de Adamantina) cuja parceria foi essencial para o desenvolvimento desse trabalho;

Aos técnicos de laboratório Rodrigo, Vânia, Grazielle, Fernando, Otávio, Ana Clara Moraes dos Santos cuja atenção e cuidadosa dedicação fizeram toda a diferença em minha vida profissional e neste projeto;

Às minhas coordenadoras de curso na Ciências Biológicas e Pedagogia Me. Daniele de Oliveira Moura e Me. Siomara Marinho, à coordenadora Profa. Eliana Pereira, diretora



Aline do Santos Santana e vice-diretora Sra. Juliana Tonani da escola E. E. Arlinda Pessoa Morbeck, que além da compreensão me auxiliaram com os ajustes das atividades cotidianas do trabalho que exerço para que eu conseguisse atender às exigências do curso.

À Stephanie pela amizade otimista sem a qual meu coração teria parado algumas vezes;

À minha irmã Marluce Auxiliadora dos Santos Mendes sem a qual eu teria desistido de seguir adiante mediante obstáculos emocionais típicos do desgaste do *overworking*;

...e ao meu irmão Tony, meus cunhados Aline e Júnior, meus sobrinhos queridos Neto, Joaquim e Maria Helena que foram minha motivação ao longo desses anos.



DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho à minha mãe, a divertida Sra. Eneida Aparecida dos Santos que foi meu exemplo de força emocional, trabalho, alegria e determinação, e aos meus irmãos Marluce, Maria José e Tony, meus amores...



“Olhai os Lírios do Campo que não trabalham e nem fiam e no entanto, nem Salomão em toda a sua glória jamais se vestiu como um deles. Olhai as aves do céu que não plantam e nem semeiam mas Deus as alimenta e as veste, quanto mais não há de alimentar a vós homens de pouca fé?”

Matheus 6:25-34



SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO GERAL	3
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	4
Fatores bióticos e abióticos que podem afetar a sobrevivência de pimenteiras	4
Temperatura	4
Disponibilidade de minerais no solo	5
Disponibilidade de água	5
Fenologia	6
Fotossíntese	6
Ação de predadores	8
Produção de substâncias de defesa por <i>Capsicum</i>	8
Alcaloides de <i>Capsicum</i>	9
Voláteis de <i>Capsicum</i>	10
Pimenteira Cumari (<i>Capsicum baccatum</i> var. <i>baccatum</i>)	12
Caracterização morfológica de <i>Capsicum baccatum</i> var. <i>baccatum</i>	13
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	14
CAPÍTULO I	



FOTOSSÍNTESE E PRODUÇÃO DE SUBSTÂNCIAS DE DEFESA EM DUAS POPULAÇÕES DE <i>Capsicum baccatum</i> var. <i>baccatum</i>	26
RESUMO	26
INTRODUÇÃO	27
MATERIAL E MÉTODOS	29
Temperatura, pluviosidade e composição química do solo	30
Conteúdo relativo de água (CRA)	31
Potencial de água foliar (Ψ)	32
Fluorescência	33
Trocas gasosas	33
Perfil de voláteis foliares	33
Análise e quantificação de α-solanina	35
Carboidratos foliares	36
Incidência de galhas	37
ANÁLISE DE DADOS	37
RESULTADOS	38
Fluorescência da clorofila <i>a</i> e trocas gasosas	38
Perfil de voláteis foliares	41
Análise e quantificação de α-solanina	41
Carboidratos foliares	42



Incidência de galhas	43
DISCUSSÃO	44
CONCLUSÃO	51
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	52
CAPÍTULO II	
FENOLOGIA E DESEMPENHO FITOQUÍMICO DE PIMENTEIRAS CUMARI (SOLANACEAE) GALHADAS E NÃO-GALHADAS	59
RESUMO	59
INTRODUÇÃO	60
MATERIAIS E MÉTODOS	62
Temperatura, pluviosidade e composição química do solo	63
Perfil de voláteis foliares	63
Fenologia e conversão de frutos em pimenteiras Cumari	65
Incidência de galhas	67
Análise e quantificação de α-solanina	
Carboidratos foliares	68
Massa seca de órgãos	69
Análise de dados	69
RESULTADOS	70
Perfil de voláteis foliares	70



Incidência de galhas	71
Conversão de frutos e fenologia de pimenteiras Cumari	72
Massa seca dos órgãos	73
Análise e quantificação de α-solanina	74
Carboidratos foliares	75
DISCUSSÃO	77
CONCLUSÃO	85
CONSIDERAÇÕES FINAIS	85
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	86
ANEXO 1	97
ANEXO 2	115
ANEXO 3	116
ANEXO 4	117

SANTOS, A.A. DEFESA QUÍMICA, FENOLOGIA E DESEMPENHO FOTOSSINTÉTICO DE *Capsicum baccatum* var. *baccatum* (SOLANACEAE) EM SERINGAIS DO NOROESTE PAULISTA, 2021. 176P. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

RESUMO - Este estudo objetivou investigar os mecanismos de defesa química foliar de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* e metabolismo fotossintético em duas áreas de cultivo de seringueira no noroeste paulista. As avaliações sobre fenologia ocorreram entre abril de 2018 e abril de 2019, as de fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas, disponibilidade hídrica (CRA e potencial hídrico foliar) em abril de 2019, as de massa seca dos órgãos em novembro de 2019, a quantificação de voláteis e α -solanina e de carboidratos ocorreram em abril e novembro de 2019 (meses de estação seca e chuvosa, respectivamente). O delineamento foi inteiramente ao acaso no sentido de compreender os mecanismos de defesa contra inseto galhador dessa pimenteira em duas áreas de mesma pluviosidade e temperatura, sendo um seringal antigo e maior e o outro mais jovem e menor. Foram marcadas 15 pimenteiras por área para avaliar os parâmetros metabólicos de defesa e fotossintéticos (totalizando 30 pimenteiras). O glicoalcalóide α -solanina foi extraído em solução butanólica e quantificado através de cromatografia líquida de alta eficiência. Os voláteis foliares foram capturados pela técnica de SPME analisados por cromatografia gasosa acoplada a espectrômetro de massas. Avaliação das trocas gasosas foram feitas a partir de analisador de CO₂ e vapor d'água por radiação infravermelha (Infra Red Gas Analyser – IRGA, modelo LI-6400, Li-Cor) e a fluorescência foi realizada através de fluorômetro portátil de luz modulada acoplado ao GSF 3000 sob irradiância saturante (LED-Array 3055-FL PAM-Fluorômetro). O conteúdo relativo de água foi realizado através de aparato WP4 para investigar a influência da disponibilidade de água sobre a produção de defensivos químicos entre as duas áreas. A defesa da pimenteira Cumari é apresentada neste trabalho pela produção de voláteis como heptanal, (*E*)-2-heptanal, octanal, nonanal, decanal, (*E*)-cariofileno, do glicoalcaloide α -solanina e o açúcar triose, relacionados com a ação de inseto galhador, disponibilidade hídrica e excesso de minerais no solo. Uma discussão sobre a fenologia reprodutiva e vegetativa desta pimenteira ao longo de um ano é oferecida.

PALAVRAS-CHAVE: perfil de voláteis, glicoalcaloides, solanina, metabólitos especializados, defesa, metabolismo primário, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, pimenteira Cumari.

ABSTRACT

The objective of this study is to investigate foliar defense mechanisms of *Capsicum baccatum* var. *baccatum* and photosynthetic metabolism for two years in two different rubber tree areas in northwest of São Paulo state. The evaluation over phenology occurred from april 2018 to april 2019, those ones from chlorophyll *a* fluorescence, gas exchanges, water availability (WRC and foliar water potential), quantification of volatiles, α -solanine and carbohydrates occurred in april and november of 2019 (months of dry and wet season, respectively). The design was completely random in both areas, in order to comprehend the defense mechanisms against gall insect of this pepper plant in two areas with the same conditions of pluviosity and temperature, being that one was older and wider and the other younger and smaller. Fifteen pepper plant were marked per area for assessing metabolic defense and photosynthetic parameters (totalizing 30 plants evaluated). The α -solanine glycoalkaloid was quantified by high performance liquid chromatography (HPLC). In order to evaluate volatiles profile it was used SPME extraction followed by the analysis of its composition by gas chromatograph attached to a mass spectrometer. Gas exchange assessment was done with CO₂ and H₂O steam analyzer by infrared radiation (Infra Red Gas Analyser – IRGA, model LI-6400, Li-Cor), and chlorophyll *a* fluorescence was done by portable chlorophyll fluorometer coupled to GSF 3000 over saturating irradiance (LED-Array 3055-FL PAM-Fluorometro) The relative water content was done by W apparatus to investigate water availability influence was carried out using a WP4 apparatus to investigate the availability of water on the production of chemical pesticides between both areas. The defense of Cumari pepper is presented in this study by the production of volatiles such as heptanal, (*E*)-2-heptanal, octanal, nonanal, decanal, (*E*)- cariofileno, the α -solanine glycoalkaloids and the sugars as trehalose, relating these variables with the act of insect, water availability and mineral excess in soil. A discussion about the reproductive and vegetative phenology of this pepper plant over a year is offered.

KEYWORDS: volatile profile, glycoalkaloid, α -solanine, specialized metabolites, defense, primary metabolism, gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence, Cumari pepper.

INTRODUÇÃO GERAL

Plantas nativas e cultivadas são frequentemente expostas a condições adversas causadas por fatores limitantes para a sobrevivência e distribuição das espécies (MANTRI et al., 2012) como temperatura, ação de predadores, disponibilidade de minerais e água no solo (STRAUSS;

AGRAWAL, 1999 ; RODRÍGUEZ-PÉREZ, 2006). Em condições adversas podem ser geradas espécies reativas de oxigênio (ERO) deletérias para o funcionamento da célula, sendo necessária regulação pela planta para evitar maiores danos aos fotossistemas (DAT et al., 2000). Nessas condições adversas, a planta desenvolve mecanismos de defesa para evitar influências negativas em sua sobrevivência e reprodução (AHMAD; PRASAD, 2012) como ações enzimáticas em cascata, produção de substâncias antioxidantes e alterações morfo-anatômicas (IMPA, 2012). Entre as respostas fisiológicas determinadas por esses mecanismos encontram-se alterações das taxas transpiratórias, movimento de estômatos, redução de taxas assimilatórias, área foliar, fixação do nitrogênio, crescimento vegetal, abscisão foliar, ajustamento osmótico por acúmulo de solutos, expressão gênica (DOS SANTOS et al. 2007) e acúmulo de pigmentos protetores como as antocianinas (CHALKER-SCOTT, 1999).

Os mecanismos de defesa podem envolver barreira física imposta por estruturas como espinhos e estruturas adesivas (LEVINSON, 1976 ; MITHÖFER; BOLAND, 2012), ou química promovida por metabólitos especializados, como alcaloides, compostos fenólicos e terpenos (SULTANA et al., 2016). No entanto, a produção desses metabólitos com ação defensiva pode variar no grupo taxonômico e com as condições ambientais como disponibilidade de minerais e água no solo, estação do ano e temperatura (PARÉ; TUMLINSON, 1999; SONI; BRAR; GAUTTAM, 2015).

Solanaceae é uma família constituída por espécies que produzem elevadas concentrações e variedades de compostos químicos defensivos, conhecidos por sua toxicidade. Muitas dessas plantas estão entre as mais tóxicas para herbívoros, sendo que grande parte desses compostos podem ser usados como pesticidas naturais e sintéticos devido a seus efeitos deletérios sobre insetos e outras pragas (CHOWAŃSKI et al., 2016).

Pertencente a essa família *Capsicum baccatum* var. *baccatum* é conhecida como pimenteira Cumari, recentemente semi-domesticada e explorada pelo homem com vistas ao consumo de seus frutos (CARVALHO et al., 2006; ALBRECHT et al., 2012). Essa espécie ocorre amplamente em países como Argentina, Bolívia, Chile, Colômbia, Equador, Paraguai, Peru e Brasil (HAMMER; TEKLU, 2008). Essa espécie vem sendo ameaçada devido à perda de habitat uma vez que a dispersão ocorre frequentemente em áreas nativas em constante estabelecimento de monoculturas. Portanto, tendo em vista a sua importância terapêutica, agrônômica e ecológica este estudo visa contribuir para sua conservação por gerar informações que favoreçam seu manejo. O objetivo deste estudo foi investigar as estratégias de defesa contra

a ação de inseto galhador, a fotossíntese e fenologia de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* em seringais no Noroeste Paulista. A hipótese proposta neste estudo é de que em populações mais atacadas por insetos galhadores maior número de substâncias defensivas sejam identificadas e a fenofase foliar se relacione com a ação galhadora.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Fatores bióticos e abióticos que podem afetar a sobrevivência de pimenteiras

Fatores bióticos e abióticos podem interferir na sobrevivência das plantas, os quais influenciam o desenvolvimento de mecanismos de defesa que as tornam tolerantes por evitar que efeitos desses fatores afetem negativamente suas chances de sobrevivência e reprodução (AHMAD; PRASAD, 2012). Entre os fatores de estresse mais comuns capazes de promover alterações fisiológicas nas plantas se encontram temperatura, disponibilidade de minerais e água no solo, ação de predadores (STRAUSS; AGRAWAL, 1999; RODRÍGUEZ-PÉREZ, 2006) e excesso de minerais (SU et al., 2014).

Temperatura

Variações na temperatura podem influenciar de modo negativo área e respiração foliares, condutância estomática, desempenho fotossintético, taxa de conversão de frutos, fenologia, carboidratos, desenvolvimento vegetal e germinação, aumentando estresse oxidativo (SAHA et al., 2010; ERICKSON; MARKHART, 2001; GILL et al., 2013). Temperaturas elevadas condicionam a perda de água, resultando em impacto na condutância estomática (*gs*), nas taxas assimilatórias de CO₂ e no crescimento vegetal (GILL et al., 2013). A redução da área foliar de pimenteiras do gênero *Capsicum* em temperaturas abaixo de 20°C foi relatado por Koeda e colaboradores (KOEDA et al., 2009). Temperaturas acima de 20° C também foram descritas com efeito negativo na espécie *C. annuum* interferindo com o período de incubação e extensão da lesão provocada por parasitas como fungos (ALAO et al., 2012). Além disso, a temperatura pode influenciar a embriogênese em pimenteiras (POPOVA et al., 2016). Garruna-Hernandez e colaboradores (2014) reportaram que a temperatura ótima foliar para a pimenteira Habanero (*C. chinense*) está entre 30-35°C demonstrando a influência desse fator sobre índices fisiológicos. Temperaturas elevadas podem limitar a capacidade estomática e, portanto, o desenvolvimento da planta.

Disponibilidade de minerais no solo

Processos de manejo e cultivo, mineração ou despejo de poluentes no solo podem resultar em níveis excessivos e tóxicos de minerais e metais pesados para as plantas. Entre esses exemplos estão a tolerância de plantas a excesso de manganês por exclusão e aumento de substâncias antioxidantes (MOU et al., 2011), de alumínio pela maior área da rizosfera (DELHAIZE; RYAN, 2012), de molibdênio por produção de substâncias antioxidantes (XU et al., 2018), de cobre por acumulação em raiz (CHEN et al., 2011) e produção de enzimas antioxidantes (SONG et al., 2013), de boro por compartimentalização em vacúolos e exclusão por células de raiz (WAKUTA et al., 2016), de fósforo por acúmulo em raízes e ramos (SHANE; MCCULLY; LAMBERS, 2004; PADMANABHAN; VENKATACHALAM; SAHI, 2011), de cálcio pela mobilização e posterior excreção por glândulas de sal, abscisão foliar como forma de reduzir o excesso de cálcio total no organismo e depósito na parede celular (BORER; HAMBY; HUTCHINSON, 2012) e de ferro, pela acumulação em raízes (PEREIRA et al., 2013) e imobilização depositando-o na parede celular (BASILE et al., 2012).

O excesso de minerais no solo pode interferir no crescimento vegetal (WAKUTA et al., 2016) e desempenho fotossintético da planta (SHANE; MCCULLY; LAMBERS, 2004) (PEREIRA et al., 2013), podendo haver interação entre eles. Um exemplo é o zinco e manganês que são reduzidos na presença de elevadas concentrações de fósforo (SHANE; MCCULLY; LAMBERS, 2004). O excesso de fósforo pode levar a alterações no metabolismo do carbono e limitação do crescimento da planta, principalmente quando associado a excesso de sódio no solo (COCOZZA et al., 2019).

Pimenteiras do gênero *Capsicum* podem acumular minerais e metais como ferro, cobalto, níquel, zinco, chumbo e cromo de forma variável em solos contaminados (ANTONIOUS et al., 2010; ASOMUGHA et al., 2016), justificando a importância de estudos que associem a composição química do solo às respostas fisiológicas da planta.

Disponibilidade de água

Deficiência hídrica e baixa fertilidade do solo podem ter efeito sinérgico, favorecendo diferentes respostas, como aumento do potencial alelopático das espécies (SLUGEŇOVÁ et al., 2011; YANG; RAO; HORST, 2013). Atividade da enzima redutase do nitrato e produção de prolina podem ser indicadores de respostas fisiológicas a condições ambientais como estresse hídrico (RHEIN; SANTOS; CARLIN, 2011). A disponibilidade de água também está associada a alterações na composição de substâncias ligadas à defesa como teor de óleos

essenciais (GONÇALVES et al., 2003) e açúcares solúveis que funcionam como substâncias osmorreguladoras (HARE; CRESS; VAN STADEN, 1998; MOHAMMADKHANI, NAYER; HEIDARI, 2008), de prolina (RHEIN; SANTOS; CARLIN, 2011; YOSHIBA et al., 1997) e antioxidante, como tocoferol (SZARKA; TOMASSKOVICS; BÁNHEGYI, 2012). Pimenteiras são influenciadas pelo estresse hídrico e os impactos negativos sobre o seu crescimento e floração podem estar associados ao grau de irrigação e genótipo (ISMAIL; DAVIES, 1997; ALADENOLA; MADRAMOOTOO, 2014) (CAMPOS et al., 2014; PÉREZ-GUTIÉRREZ et al., 2017). Além disso, ocorre, no gênero, influência do estresse hídrico sobre os teores de alcaloides (JEEATID et al., 2018) e lipídios (EL SAYED, 1992).

Fenologia

A fenologia pode ser afetada por diferentes fatores ambientais como a ação de herbívoros que pode prejudicar a sobrevivência de plantas em áreas tropicais por reduzir seu tamanho e produção de flores e frutos (MARQUIS, 1984; STRAUSS; AGRAWAL, 1999).

Uma vez que as estações do ano podem influenciar as flutuações populacionais de herbívoros (BUSKIRK; BUSKIRK, 1976; VAN SCHAIK; TERBORGH; WRIGHT, 1993) a fenologia do órgão atacado pode sofrer alterações para evitar a injúria causada por este. Nesse aspecto, as fenologias vegetativa e reprodutiva podem reagir à disponibilidade de água de forma que plantas sob déficit hídrico adiantam a produção de ramos e floração (PÉREZ-GUTIÉRREZ et al., 2017; FRAGA et al., 2016). Pimenteiras do gênero *Capsicum* podem adiantar floração em condição de déficit hídrico (PÉREZ-GUTIÉRREZ et al., 2017).

Fotossíntese

A fotossíntese avaliada por meio da fluorescência da clorofila *a* e trocas gasosas é importante na compreensão da organização e função do aparato fotossintético, transferência da energia de excitação e dinâmica dos processos fotoquímicos (KRAUSE; WEIS, 1991; MAXWELL; JOHNSON, 2000) e de assimilação e fixação do carbono.

A fluorescência da clorofila *a*, inclui F_v'/F_m' , medida que determina a eficiência quântica potencial se todos os centros de reação estiverem abertos, qP indica a proporção dos centros de reação abertos (não reduzidos), ETR , taxa de transporte de elétrons, $\mu F/F_m$, eficiência quântica efetiva, proporção de luz absorvida pelo centro de reação e direcionada para processo fotoquímico (BAKER, 2008; MAXWELL; JOHNSON, 2000), E_x , energia não

dissipada e não utilizada na fase fotoquímica e D, dissipação de calor no complexo antena. Essas variáveis estão relacionadas e indicam eficiência fotoquímica. A taxa de transporte de elétrons (ETR) tende a diminuir em plantas parasitadas e em estresse hídrico (PASCUAL et al., 2010).

A fotossíntese é limitada pelo estresse hídrico. A condutância estomática (g_s) cuja dinâmica determina a entrada de CO_2 nas células foliares interfere na transpiração (E) e assimilação de CO_2 (A) (GAR BUTT; WILLIAMS; BAZZAZ, 1990; PASCUAL et al., 2010). A condutância estomática está relacionada com o déficit de pressão de vapor (DPV) que considera a diferença entre a pressão de vapor do ar e da folha. A eficiência instantânea de carboxilação (EIC - A/C_i) [$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}) / (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$] é influenciada pela concentração de carbono interno (C_i) e pode ser utilizada para estimar fotossíntese (MAN TER; KERRIGAN, 2004). Espécies do gênero *Capsicum* em condições de estresse podem apresentar aumento no rendimento quântico, sendo que os processos de fotoinibição podem ser influenciados pelo genótipo (PÉREZ-GUTIÉRREZ et al., 2017; OU et al., 2011). Deve ser registrado que nem sempre ocorre relação entre produção de frutos e performance fotossintética em pimenteiras (BORISEV et al., 2012). Essa performance é influenciada pelas condições ambientais, mais resistentes à seca e menos a excesso de água, provavelmente por terem se originado em regiões tropicais mais propensas a déficit hídrico (PEZESHKI; SUNDSTROM, 1988; OU; ZOU, 2012).

Durante a fotossíntese, as plantas produzem carboidratos, como amido, que são armazenados durante o dia para que durante a noite possam ser degradados para financiar seus processos metabólicos. Os carboidratos produzidos nas folhas são mobilizados para outras partes da planta, garantindo a disponibilidade contínua de carbono e energia (THALMANN; SANTELIA, 2017). As concentrações de amido diminuem de acordo com o grau de estresse que a planta sofre (HIGUCHI et al., 2015), sendo mobilizado para células onde a fotossíntese é limitada (ZANELLA et al., 2016). Um dos papéis desempenhados pelo amido no estresse ocorre nas células guarda que controlam as trocas gasosas (THALMANN; SANTELIA, 2017).

Ação de predadores

Fatores abióticos como a herbivoria e ação de patógenos (fungos e bactérias) podem promover a diversidade de plantas das quais se alimentam em florestas tropicais por reduzir a riqueza de espécies e, portanto, a composição da comunidade vegetal (BAGCHI et al., 2014;

CONNELL, DEN BOER, 1971; HARMS et al., 2000; BAGCHI et al., 2014). A ação de herbívoros pode variar conforme o estrato e temperatura, tendendo a ser maior em florestas tropicais secas e estratos mais baixos (COLEY; BARONE, 1996). Em áreas tropicais a herbivoria tem impacto negativo na sobrevivência das plantas, reduzindo o seu tamanho, com menor produção de flores e frutos (MARQUIS, 1984; STRAUSS; AGRAWAL, 1999), demonstrando sua importância ecológica e econômica para as comunidades vegetais.

A ação de inseto galhador é um fator biótico estressante que leva ao crescimento anormal de partes das plantas, chamadas de galhas, causadas principalmente por insetos, vírus, nematódeos, fungos e bactérias (MEYER, 1987; MANI, 2013). A sua ação resulta em resposta defensiva da planta ao ataque de parasitas como tentativa de promover a sobrevivência do tecido lesionado (MANI, 2013). A presença de inseto galhador e condições de disponibilidade de minerais e hídrica podem levar a alterações da fotossíntese, fenologia e substâncias de defesa por interferir na alocação de energia para a sobrevivência e reprodução da planta. Entre as espécies que podem ter efeito deletério sobre pimenteiras se encontram as da ordem Diptera como *Silba capsicarum* cujas larvas atacam fruto de pimenteiras (MACGOWAN; RAUF, 2019), Acari como *Polyphagotarsonemus latus* (BREDÁ et al., 2017), Hemiptera, como *Russelliana capsici* cujas larvas consomem a seiva ao se estabelecerem nos pedicelos das folhas e parte dos frutos (BURCKHARDT, 2012) e Thysanoptera como *Frankliniella occidentalis* que se utiliza dos conteúdos celulares subepidermal (MARIS et al., 2004).

Produção de substâncias de defesa por *Capsicum*

O processo de defesa da planta contra herbivoria é muito regulado (SUDHA; RAVISHANKAR, 2003) e a ação de insetos predadores nos tecidos vegetais pode induzir produção de substâncias defensivas como alcaloides (DANGL; JONES, 2001) e voláteis (DICKE, 1999).

Alcaloides de *Capsicum*

Estima-se que mais de 20% das plantas vasculares produzem e armazenam alcaloides, encontrados com maior frequência em dicotiledôneas (DE LUCA; LAFLAMME, 2001; DING; WANG, 2018; DANG; ONOYOVWI; FARROW, 2012). Alcaloides são moléculas compostas por nitrogênio, derivadas de aminoácidos que atuam repelindo possíveis predadores do vegetal devido à toxicidade (WINK, 1998), encontrados em compartimentos celulares, como vacúolos e organelas, sendo produzidos por tecidos específicos (WINK, 1993; ZANELLA et al., 2016;

DE LUCA; PIERRE, 2000). No estudo de Adler e colaboradores (2001) é descrita uma rede de interações em que os alcaloides vegetais, ao afastarem herbívoros naturais, promovem de forma indireta aumento do metabolismo vegetal, que gasta mais energia nas estruturas reprodutivas, aumentando número de flores e rendimento de néctar e gerando maior atração de polinizadores. Também, a menor disponibilidade hídrica pode levar a aumento de alcaloides (JEEATID et al., 2018), demonstrando que a sua síntese pode ser influenciada por fatores ambientais como disponibilidade de água.

Os alcaloides capsaicinoides e capsainoides são os mais típicos produzidos pelo gênero *Capsicum* responsáveis pela pungência das pimenteiras (GOVINDARAJAN; SATHYANARAYANA, 1991). Produzidos apenas nos frutos, suas concentrações aumentam conforme esse órgão se desenvolve (ESTRADA et al., 2000; WAHYUNI et al., 2013; PANDHAIR; SHARMA, 2008). As concentrações de capsaicinoides na placenta e pericarpo dos frutos de *Capsicum* podem variar conforme a espécie e condições ambientais nas quais se encontrem (MECKELMANN et al., 2015). Nesse sentido, a presença de capsaicinas e capsiatos no fruto das pimentas reflete o balanço das suas concentrações segundo a necessidade da atração de dispersores e de evitar a herbivoria (LEVEY et al., 2007). Por um lado, os dispersores aumentam as suas taxas de germinação com concentrações moderadas ou baixas de capsaicina, por outro lado, as altas concentrações desse alcaloide podem proteger a planta do ataque de insetos e micróbios que poderiam destruir o embrião (YILDIZ ZEYREK; OGUZ, 2005). Possivelmente, após o surgimento desses alcaloides sua produção se tornou abrangente nas pimentas do gênero *Capsicum* devido às possíveis vantagens relativas à ação pungente e preventiva das capsaicinas sobre a herbivoria nos locais onde essas plantas evoluíram. Consequentemente, a sua produção é considerada uma autopomorfia do grupo (GOVINDARAJAN; SATHYANARAYANA, 1991).

Os capsaicinoides ou capsaicinas são compostos principalmente pela capsaicina, dihydrocapsaicina, nordihydrocapsaicina, homodihydrocapsaicina (MCCUE et al., 2007) enquanto os capsainoides são constituídos pelo capsiato, o dihydrocapsiato e o nordihydrocapsiato (LANG et al., 2009). Entre os capsaicinoides, apenas a capsaicina e a dihydrocapsaicina apresentam propriedades terapêuticas claras (LUO; PENG; LI, 2011). Quando comparados aos capsaicinoides os capsainoides são menos pungentes e facilmente metabolizados em condição aquosa (SASAHARA et al., 2010; LUO; PENG; LI, 2011), e

ocorrer em menor concentração que os capsaicinoides nos tecidos em que são encontrados (KOLLMANNNSBERGER et al., 2011).

A biossíntese de capsaicinas pode ser influenciada por substâncias como o metil jasmonato e o ácido salicílico como indutores de sua produção por interferir na ação de enzimas ligadas às reações químicas intermediárias (CUI et al., 2017; SUDHA; RAVISHANKAR, 2003).

Atualmente, a produção de capsaicinas em espécies de *Capsicum* são amplamente estudadas devido aos efeitos terapêuticos dessa substância. Entre esses efeitos está a ação antibiótica (CICHEWICZ; THORPE, 1996), antifúngica (SOUMYA, 2012), antiinflamatória (KIM et al., 2003), antitumoral (MORI et al., 2006; IMPHENG et al., 2014), antioxidante (KAPPEL et al., 2008), analgésica (PIRES, 2004), bem como pode ser usada como auxiliar no tratamento e prevenção da obesidade (REINBACH et al., 2009; SHIN; MORITANI, 2007) e de úlceras gastrointestinais (YILDIZ ZEYREK; OGUZ, 2005).

Pouco se sabe sobre outros tipos de alcaloides, especialmente presentes em diferentes partes das pimenteiras. Entretanto, foi reportado em frutos de *C. frutescens* e *C. annuum* a presença de calistegina capaz de inibir a β -glucosidase lisossomal em humanos (ASANO et al., 1997). *Capsicum* é um gênero frequentemente investigado para a presença de outros alcaloides típicos do grupo como capsaicinas, mais comuns nos frutos. A função anti-herbivoria e antimicrobiana do alcalóide α -solanina ocorre em nível da redução da atividade de enzimas ligadas ao estresse oxidativo dos insetos predadores da planta, como a glutathione S-transferase (BÜYÜKGÜZEL et al., 2013; CHOWAŃSKI et al., 2016).

Voláteis de *Capsicum*

A produção de voláteis por plantas tem sido utilizada para controle biológico de pragas de interesse agrônomo (KAPLAN, 2012), devido ao reconhecimento de sua ação principalmente inseticida. Entre os fatores que influenciam a composição e produção de voláteis, como terpenos, encontram-se os fisiológicos como o órgão vegetal e sua fase de desenvolvimento (HOWARD et al., 2000; BOGUSZ JUNIOR et al., 2012), fatores genéticos, injúria mecânica, química ou por doença, sazonalidade, condições ambientais, fatores edáficos, poluição e variação geográfica (FIGUEIREDO et al., 2008).

A biossíntese de voláteis terpênicos pode ser originada a partir da rota do ácido mevalônico (MEV) ou do metileritritol-fosfato (MEP) como descrito na figura proposta por Moore e colaboradores (2014), que esclarece como substâncias com funções defensivas dependem de precursores originados no metabolismo primário (Figura 1).

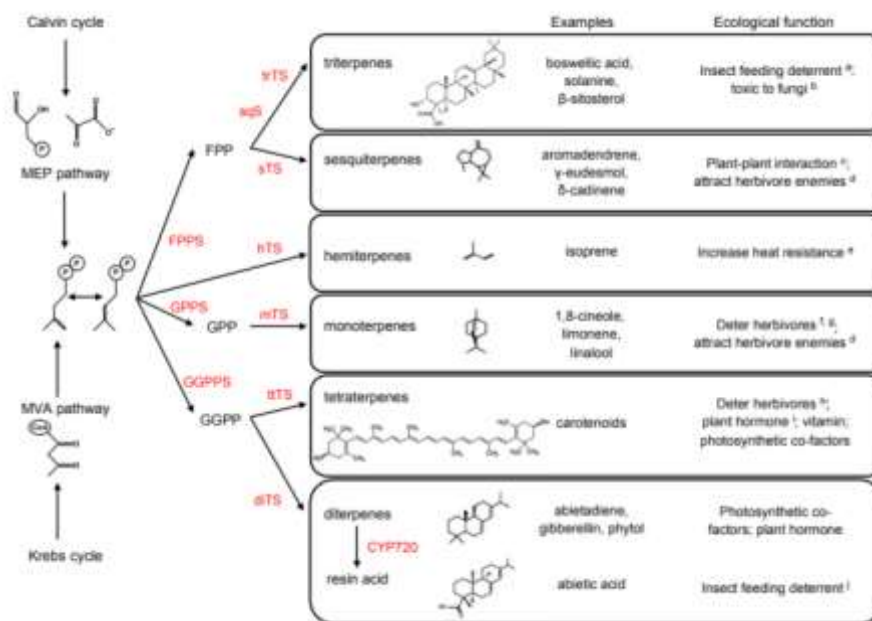


Figura 1. Esquema básico das principais vias biossintéticas de voláteis terpênicos. Abreviações seguem: MEP=rota do metil-eritritol fosfato; MVA=rota do mevalonato; FPPS= farnesil fosfato sintase; GPPS= geranyl pirofosfato sintase, GGPPS= geranyl geranyl pirofosfato sintase; trTS=triterpeno sintase; sqS= squaleno sintase; sTS= sesquiterpeno sintase; hTS=hemiterpeno sintase; mTS=monoterpeno sintase; diTS= diterpeno sintase; ttTS= tetraterpeno sintase; mTS= monoterpeno sintase; FPP= farnesil pirofosfato; GPP= geranyl pirofosfato; GGPP= geranyl geranyl pirofosfato. Fonte: MOORE et al. (2014).

A produção de voláteis em pimenteiras do gênero *Capsicum* é mais variada que os alcalóides e embora os terpenos sejam conhecidos por sua função inseticida, os trabalhos que descrevem os componentes presentes em *Capsicum* têm encontrado uma ampla variedade de substâncias sendo os ésteres os mais comuns. Nesse sentido, entre as classes bioquímicas estão aldeídos, álcoois, alcanos, cetonas, ésteres, éteres, sulfetos e terpenos, conforme anexo I.

Pimenteira Cumari (*Capsicum baccatum* var. *baccatum*)

Solanaceae, família composta por mais de 3000 espécies, apresenta distribuição cosmopolita, apresenta grande importância econômica, terapêutica, agrônômica e cultural

devido a produção de seus metabólitos especializados (WINK, 2003). Entre os gêneros mais importantes desta família está *Capsicum*, que possui cerca de 20 espécies no Brasil como a malagueta, a malaguetinha, pimentão vermelho, pimenta doce e habanera (CARVALHO et al., 2006). As pimenteiras do gênero *Capsicum* têm sido encontradas em fósseis relacionados à alimentação humana datando de mais de 6000 anos, o que sugere seu uso desde épocas remotas da humanidade (PERRY et al., 2007; HILL et al., 2013). Os estudos sobre pimenteiras envolvem principalmente suas propriedades terapêuticas, antibiótica (CICHEWICZ; THORPE, 1996; YILDIZ ZEYREK; OGUZ, 2005), antifúngica (SOUMYA; NAIR, 2012), antiinflamatória (KIM et al., 2003), antitumoral (MORI et al., 2006; IMPHENG et al., 2014), antioxidante (KAPPEL et al., 2008), analgésica (PIRES, 2004), auxiliar no tratamento de úlceras do sistema gastrointestinal (YILDIZ; OGUZ, 2005) e no tratamento e prevenção da obesidade (REINBACH et al., 2009; SHIN; MORITANI, 2007).

Capsicum baccatum é nativa da América do Sul (CIJU, 2019; CARVALHO et al., 2006) e no Brasil, pode apresentar as variedades *baccatum*, na região sul e *praetermissum*, nas regiões sudeste e centro-oeste (CARVALHO et al., 2006; MENDO et al., 2006; DE FREITAS-LUZ et al., 2002), sendo que a primeira é encontrada espontaneamente de forma silvestre (ESHBAUGH, 1970). A espécie tolera variações de temperatura entre 5 e 27°C, em altitudes entre 170 e 780 m (ALBRECHT et al., 2012) porém, não tolera bem déficit hídrico (OU et al., 2011).

Entre essas pimenteiras *Capsicum baccatum* var. *baccatum* é uma espécie silvestre espontânea (ESHBAUGH, 1970; DE CARVALHO, 2006) conhecida como “pimenta de passarinho” ou “Cumari”, que serve como alimento, especialmente para pássaros (CARVALHO, 2006), rica em vitaminas A, C e β -caroteno (DE FREITAS LUZ, 2002). Seus frutos apresentam elevado valor nutricional (DE FREITAS LUZ, 2002), o que pode explicar seu consumo não apenas por humanos, mas também por aves e morcegos, que frequentemente dispersam suas sementes (LEVEY et al., 2007; MELLO, 2002).

Caracterização morfológica de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*

C. baccatum var. *baccatum* é um arbusto perene que pode atingir até 1,5 metros de altura. As flores pequenas ocorrem geralmente em número de duas ou mais por nó (ESHBAUGH, 1970; FERRAZ et al., 2016). de cor branca com marcas circulares na corola em tons de verde ou amarelo com anteras amarelas (MCLEOD; GUTTMAN; ESHBAUGH, 1982;

CIJU, 2019; CARVALHO et al., 2006). Os frutos são pequenos e eretos de formato arredondado a ovalado, medindo cerca de 1,0 cm de comprimento por 0,5 cm de largura, pouco aromáticos e de pungência elevada, carnosos, com numerosas sementes dentro (CIJU, 2019; CARVALHO et al., 2006). É uma planta que demanda habitat úmido em temperaturas amenas, alta incidência solar, e solos férteis, bem drenados (CIJU, 2019). Na figura 1 podem ser observados detalhes sobre a espécie.



Figura 1. Visão geral da espécie *Capsicum baccatum* var. *baccatum* para a observação das folhas, flores e frutos. Fonte: Compilação do autor.

O tempo de floração da espécie é de entre 96 a 128 dias, frutos eretos e vermelhos de $8 \pm 2,4 \times 5 \pm 1,2$ mm de largura/comprimento (ESHBAUGH, 1970; FERRAZ et al., 2016). Cada fruto apresenta em média $12 \pm 3,4$ sementes por fruto de $3 \pm 0,35$ mm x $2,4 \pm 0,34$ mm de largura/comprimento e a relação comprimento x folha da folha é de $62 \pm 11,8 \times 42 \pm 8$ mm (ESHBAUGH, 1970). Jarret (2007) descreveu em média a massa de frutos de 5,9 g e valores menores de largura 1,86 cm e comprimento 6,01 cm. A germinação de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* é tipicamente baixa (CARVALHO et al., 2006; LOPES et al., 2016). Ferraz (2016)

descreve a planta com hábito de crescimento intermediário à prostrado com pilosidade foliar nem sempre presente, tricomas presentes com função de defesa.

Apesar da importância econômica e ecológica dessa pimenteira, até agora nenhum estudo descreveu seus mecanismos de defesa como resposta a condições ambientais em campo com vistas à sua conservação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADLER, L.S.; KARBAN, R.; STRAUSS, S. Y. Direct and indirect effects of alkaloids on plant fitness via herbivory and pollination. **Ecology**, v. 82, n. 7, p. 2032–2044, 2001.

AHMAD, P.; PRASAD, M. N. V. **Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change**. [s.l.: s.n.].

ALBRECHT, E. et al. Genetic diversity in *Capsicum baccatum* is significantly influenced by its ecogeographical distribution. **BMC Genetics**, v. 13, 2012.

ANTONIOUS, G. F. et al. Screening *Capsicum chinense* fruits for heavy metals bioaccumulation. **Journal of environmental science and health. Part. B, Pesticides, food contaminants, and agricultural wastes**, 2010.

ASANO, N. et al. The effects of calystegines isolated from edible fruits and vegetables on mammalian liver glycosidases. **Glycobiology**, 1997.

ASOMUGHA, R. N. et al. Heavy metals hazards from Nigerian spices. **Roczniki Panstwowego Zakladu Higieny**, v. 67, n. 3, p. 309–314, 2016.

BAGCHI, R. et al. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. **Nature**, v. 506, n. 7486, p. 85–88, 2014.

BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 89–113, 2008.

BOGUSZ JUNIOR, S. et al. Analysis of the volatile compounds of Brazilian chilli peppers (*Capsicum* spp.) at two stages of maturity by solid phase micro-extraction and gas chromatography-mass spectrometry. **Food Research International**, v. 48, n. 1, p. 98–107, 2012.

- BORER, C. H.; HAMBY, M. N.; HUTCHINSON, L. H. Plant tolerance of a high calcium environment via foliar partitioning and sequestration. **Journal of Arid Environments**, 2012.
- BORISEV, M. et al. Photosynthesis and water use efficiency relations to yield of ten pepper varieties (*Capsicum annuum* L.). **Bulgarian Journal of Agricultural Science**, v. 18, n. 4, p. 589–594, 2012.
- BREDA, M. O. et al. Lethal and sublethal effects of pesticides in the management of *Polyphagotarsonemus latus* (Banks) (Acari: Tarsonemidae) on *Capsicum annuum* L. **Pest Management Science**, 2017.
- BURCKHARDT, D. ET AL. The capsicum psyllid, *Russelliana capsici* (Hemiptera, Psylloidea), a pest on *Capsicum annuum* (Solanaceae) in Argentina and Brazil. *Gesellschaft, Mitteilungen der schweizerischen entomologischen*, v. 85, n. 1/2, p. 71–78, 2012.
- BUSKIRK, R. E.; BUSKIRK, W. H. Changes in Arthropod Abundance in a Highland Costa Rican Forest. **American Midland Naturalist**, 1976.
- BÜYÜKGÜZEL, E. et al. THE INFLUENCE OF DIETARY α -SOLANINE ON THE WAXMOTH *Galleria mellonella* L. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, v. 83, n. 1, p. 15–24, maio 2013.
- CAMPOS, H. et al. Stomatal and non-stomatal limitations of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under water stress and re-watering: Delayed restoration of photosynthesis during recovery. **Environmental and Experimental Botany**, v. 98, p. 56–64, 2014.
- CARVALHO, S. I. C. DE et al. Pimentas do gênero *Capsicum* no Brasil. **Embrapa Hortaliças**, p. 27, 2006.
- CHALKER-SCOTT, L. Environmental Significance of Anthocyanins in Plant Stress Responses. **Photochemistry and Photobiology**, v. 70, n. 1, p. 1–9, jul. 1999.
- CHEN, C. C. et al. Arabidopsis SUMO E3 ligase SIZ1 is involved in excess copper tolerance. **Plant Physiology**, 2011.
- CHOWAŃSKI, S. et al. A review of bioinsecticidal activity of Solanaceae alkaloids. **Toxins**, v. 8, n. 3, p. 1–28, 2016.

CICHEWICZ, R. H.; THORPE, P. A. The antimicrobial properties of chile peppers (*Capsicum* species) and their uses in Mayan medicine. **Journal of Ethnopharmacology**, 1996.

CIJU, R. J. **Chile peppers**. [s.l.] AGRIHORTICO, 2019.

COCOZZA, C. et al. Impact of high or low levels of phosphorus and high sodium in soils on productivity and stress tolerance of *Arundo donax* plants. **Plant Science**, 2019.

COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1996.

CONNELL, J. H. DEN BOER PJ, G. G. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: **Dynamics of Populations, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands**. [s.l.: s.n.]. p. 298–312.

CUI, J. et al. Effect of environment and vibration on quality change of bell pepper (*Capsicum annum* L.). **Indian Journal of Agricultural Research**, 2017.

DANG, T.T.; ONOYOVWI, A.; FARROW, S. C. Biochemical genomics for gene discovery in benzyloisoquinoline alkaloid biosynthesis in opium poppy and related species. **Journal of Methods Enzymol**, v. 515, p. 231–266, 2012.

DANGL, J. L.; JONES, J. D. G. Defence Responses To Infection. **Nature**, v. 411, n. June, p. 3280, 2001.

DAT, J. et al. **Dual action of the active oxygen species during plant stress responses** *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2000.

DE FREITAS LUZ, F. J. ET AL. **Pimentas do gênero *Capsicum* cultivadas em Roraima, Amazônia brasileira. Espécies domesticadas**. [s.l.: s.n.].

DE LUCA, V.; LAFLAMME, P. **The expanding universe of alkaloid biosynthesis** *Current Opinion in Plant Biology*, 2001.

DE LUCA, V.; ST PIERRE, B. **The cell and developmental biology of alkaloid biosynthesis** *Trends in Plant Science*, 2000.

DELHAIZE, E.; MA, J. F.; RYAN, P. R. **Transcriptional regulation of aluminium tolerance genes** *Trends in Plant Science*, 2012.

DING, F.; WANG, R. Amelioration of postharvest chilling stress by trehalose in pepper. *Scientia Horticulturae*, v. 232, n. September 2017, p. 52–56, 2018.

DOS SANTOS SOARES, Alexandra Martins; MACHADO, Olga Lima Tavares. Defesa de plantas: sinalização química e espécies reativas de oxigênio. *Revista Trópica–Ciências Agrárias e Biológicas*, v. 1, n. 1, p. 10, 2007.

EL SAYED, H. Effect of water stress on the lipid and fatty acid composition of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, v. 169, n. 3, p. 161–168, 1992.

ERICKSON, A. N.; MARKHART, A. H. Flower production, fruit set, and physiology of bell pepper during elevated temperature and vapor pressure deficit. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, v. 126, n. 6, p. 697–702, 2001.

ESHBAUGH, W. H. A biosystematic and evolutionary study of *capsicum baccatum* (Solanaceae). *Brittonia*, 1970.

ESTRADA, B. et al. Fruit development in *Capsicum annuum*: Changes in capsaicin, lignin, free phenolics, and peroxidase patterns. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2000.

FERRAZ, R. M. et al. Caracterização morfoagronômica preliminar de acessos de pimentas cumari. *Horticultura Brasileira*, 2016.

FIGUEIREDO, A. C. et al. Factors affecting secondary metabolite production in plants: Volatile components and essential oils. *Flavour and Fragrance Journal*, 2008.

FRAGA, H. et al. Modelling climate change impacts on viticultural yield, phenology and stress conditions in Europe. *Global Change Biology*, v. 22, n. 11, p. 3774–3788, 2016.

GARBUTT, K.; WILLIAMS, W. E.; BAZZAZ, F. A. Analysis of the differential response of five annuals to elevated CO₂ during growth. *Ecology*, 1990.

GARRUÑA-HERNÁNDEZ, R. et al. Understanding the physiological responses of a tropical

crop (*Capsicum chinense* Jacq.) at high temperature. **PLoS ONE**, v. 9, n. 11, p. 1–10, 2014.

GILL, S. S. et al. **Glutathione and glutathione reductase: A boon in disguise for plant abiotic stress defense operations***Plant Physiology and Biochemistry*, 2013.

GONÇALVES, L. A. et al. Produção e Composição do Óleo Essencial de Alfavaquinha (*Ocimum selloi* Benth.) em Resposta a Dois Níveis de Radiação Solar. **Revista Brasileira de Plantas Medicinai**s, 2003.

GOVINDARAJAN, V. S.; SATHYANARAYANA, M. N. Capsicum — production, technology, chemistry, and quality. Part V. Impact on physiology, pharmacology, nutrition, and metabolism; structure, pungency, pain, and desensitization sequences. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, v. 29, n. 6, p. 435–474, jan. 1991.

HAMMER, K.; TEKLU, Y. Plant genetic resources: Selected issues from genetic erosion to genetic engineering. **Journal of Agriculture and Rural Development in the Tropics and Subtropics**, 2008.

HARE, P. D.; CRESS, W. A.; VAN STADEN, J. **Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress***Plant, Cell and Environment*, 1998.

HARMS, K. E. et al. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature**, 2000.

HILL, T. A. et al. Characterization of *Capsicum annuum* Genetic Diversity and Population Structure Based on Parallel Polymorphism Discovery with a 30K Unigene Pepper GeneChip. **PLoS ONE**, 2013.

IMPA, S. M. ET AL. . Drought Stress Induced Reactive Oxygen Species and Anti-oxidants in Plants. In: **Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability**. Springer Science ; Business Media. [s.l: s.n.].

IMPHENG, H. et al. The selective target of capsaicin on FASN expression and de novo fatty acid synthesis mediated through ROS generation triggers apoptosis in HepG2 Cells. **PLoS ONE**, 2014.

ISMAIL, M. R.; DAVIES, W. J. Water relations of *Capsicum* genotypes under water stress. **Biologia Plantarum**, 1997.

JARRET, R. L. Morphologic variation for fruit characteristics in the USDA/ARS Capsicum baccatum L. germplasm collection. **HortScience**, v. 42, n. 5, p. 1303–1305, 2007.

JEEATID, N. et al. Influence of water stresses on capsaicinoid production in hot pepper (*Capsicum chinense* Jacq.) cultivars with different pungency levels. **Food Chemistry**, v. 245, n. August 2017, p. 792–797, 2018.

KAPLAN, I. Trophic Complexity and the Adaptive Value of Damage-Induced Plant Volatiles. **PLoS Biology**, 2012.

KAPPEL, V. D. et al. Phenolic content and antioxidant and antimicrobial properties of fruits of *Capsicum baccatum* L. var. pendulum at different maturity stages. **Journal of Medicinal Food**, 2008.

KIM, C. S. et al. Capsaicin exhibits anti-inflammatory property by inhibiting I κ B- α degradation in LPS-stimulated peritoneal macrophages. **Cellular Signalling**, 2003.

KOEDA, S. et al. Dramatic changes in leaf development of the native *Capsicum chinense* from the Seychelles at temperatures below 24°C. **Journal of Plant Research**, v. 122, n. 6, p. 623–631, 2009.

KOLLMANNNSBERGER, H. et al. Volatile and capsaicinoid composition of ají (*Capsicum baccatum*) and rocoto (*Capsicum pubescens*), two Andean species of chile peppers. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, 2011.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 1991.

LANG, Y. et al. Functional loss of pAMT results in biosynthesis of capsinoids, capsaicinoid analogs, in *Capsicum annuum* cv. CH-19 sweet. **Plant Journal**, 2009.

LEVEY, D. J. et al. Evolutionary ecology of secondary compounds in ripe fruit: Case studies with capsaicin and emodin. In: **Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World**. [s.l.: s.n.].

LEVINSON, H. Z. The defensive role of alkaloids in insects and plants. **Experientia**, v. 32, n. 4, p. 408–411, abr. 1976.

- LOPES, M. A. P. et al. Caracterização de acessos de pimenta cumari de distribuição natural para fins de melhoramento genético. **Revista Agrogeoambiental**, v. 8, n. 4, p. 105–115, 2016.
- LUO, X. J.; PENG, J.; LI, Y. J. **Recent advances in the study on capsaicinoids and capsinoids** *European Journal of Pharmacology*, 2011.
- MACGOWAN, I.; RAUF, A. *Silba capsicarum* (Diptera: Lonchaeidae), a newly recognized pest of chilli pepper in Java. **Journal of Asia-Pacific Entomology**, v. 22, n. 1, p. 83–86, mar. 2019.
- MANI, M. S. **Ecology of plant galls**. [s.l.] Springer, 2013.
- MANTER, D. K.; KERRIGAN, J. A/Ci curve analysis across a range of woody plant species: Influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 408, p. 2581–2588, 2004.
- MANTRI, N. et al. Abiotic Stress Responses in Plants: Present and Future. In: **Abiotic Stress Responses in Plants**. [s.l.: s.n.].
- MARIS, P. C. et al. Decreased preference and reproduction, and increased mortality of *Frankliniella occidentalis* on thrips-resistant pepper plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, 2004.
- MARQUIS, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. **Science**, v. 226, n. 4674, p. 537–539, 1984.
- MCCUE, K. F. et al. Potato glycoesterol rhamnosyltransferase, the terminal step in triose side-chain biosynthesis. **Phytochemistry**, v. 68, n. 3, p. 327–334, fev. 2007.
- MCLEOD, M. J.; GUTTMAN, S. I.; ESHBAUGH, W. H. Early evolution of chili peppers (*Capsicum*). **Economic Botany**, 1982.
- MECKELMANN, S. W. et al. Phytochemicals in native Peruvian *Capsicum pubescens* (Rocoto). **European Food Research and Technology**, 2015.
- MELLO, M. A. R. Morcegos gostam de pimentas. **Ciência Hoje**, v. 32, n. 189, p. 74–76, 2002.

MENDO ET AL. “Guia para criar Reservas do Patrimônio Natura”. **Associação de RPPNs do MS**, 2006.

MEYER, J. M. et al. **Metabolismo secundário**. 1987.

MITHÖFER, A.; BOLAND, W. Plant defense against herbivores: Chemical aspects. **Annual Review of Plant Biology**, v. 63, p. 431–450, 2012.

MOHAMMADKHANI, NAYER; HEIDARI, R. Drought-induced accumulation of soluble sugars and proline in two maize varieties. **World Appl. Sci. J**, v. 3, n. 3, p. 448–453, 2008.

MOORE, B. D. et al. Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context. **New Phytologist**, v. 201, n. 3, p. 733–750, 2014.

MORI, A. et al. Capsaicin, a component of red peppers, inhibits the growth of androgen-independent, p53 mutant prostate cancer cells. **Cancer Research**, 2006.

MOU, D. et al. Plant high tolerance to excess manganese related with root growth, manganese distribution and antioxidative enzyme activity in three grape cultivars. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, 2011.

OU, L. J. et al. Responses of pepper to waterlogging stress. **Photosynthetica**, 2011.

OU, L. J.; ZOU, X. X. The photosynthetic stress responses of five pepper species are consistent with their genetic variability. **Photosynthetica**, 2012.

PARÉ, P. W.; TUMLINSON, J. H. Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores. **Plant Physiology**, v. 121, n. 2, p. 325–332, 1 out. 1999.

PASCUAL, I. et al. Photosynthetic response of pepper plants to wilt induced by *Verticillium dahliae* and soil water deficit. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 9, p. 701–708, 2010.

PEREIRA, E. G. et al. Iron excess affects rice photosynthesis through stomatal and non-stomatal limitations. **Plant Science**, 2013.

PÉREZ-GUTIÉRREZ, A. et al. Growth phenology and chlorophyll fluorescence of habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.) under water stress conditions. **Acta Agronomica**, v. 66, n. 2, p. 214–220, 2017.

PERRY, L. et al. Starch fossils and the domestication and dispersal of chili peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas. **Science**, v. 315, n. 5814, p. 986–988, 2007.

PEZESHKI, S. R.; SUNDSTROM, F. J. Effect of soil anaerobiosis on photosynthesis of *Capsicum annuum* L. **Scientia Horticulturae**, v. 35, n. 1–2, p. 27–35, abr. 1988.

PIRES, P. A. ET AL. Estudo das atividades analgésicas do extrato metanólico da *Capsicum frutescens*–solanaceae (Pimenta Malagueta). **Revista Universidade Rural. : Série Ciências da Vida**, v. 4, n. 2, p. 129–134, 2004.

POPOVA, T. et al. Effects of low temperature, genotype and culture media on in vitro androgenic answer of pepper (*Capsicum annuum* L.). **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 38, n. 11, 2016.

REINBACH, H. C. et al. Effects of capsaicin, green tea and CH-19 sweet pepper on appetite and energy intake in humans in negative and positive energy balance. **Clinical Nutrition**, 2009.

RHEIN, A. F. DE L.; SANTOS, D. M. M. DOS; CARLIN, S. D. Atividade da enzima redutase do nitrato e teores de prolina livre em raízes de cana-de-açúcar sob os estresses hídrico e ácido no solo. **Semina: Ciências Agrárias**, 2011.

RODRÍGUEZ-PÉREZ, L. Implicaciones fisiológicas de la osmorregulación en plantas. **Agronomía Colombiana**, v. 4, n. 1, p. 28–37, 2006.

SAHA, S. R. et al. Effect of High Temperature Stress on the. **Bangladesh J. Agril. Res**, v. 35, n. September, p. 525–534, 2010.

SASAHARA, I. et al. Assessment of the biological similarity of three capsaicin analogs (Capsinoids) found in non-pungent chili pepper (CH-19 Sweet) fruits. **Bioscience, Biotechnology and Biochemistry**, 2010.

SHANE, M. W.; MCCULLY, M. E.; LAMBERS, H. Tissue and cellular phosphorus storage during development of phosphorus toxicity in *Hakea prostrata* (Proteaceae). **Journal of Experimental Botany**, 2004.

SHIN, K. O.; MORITANI, T. Alterations of Autonomic Nervous Activity and Energy Metabolism by Capsaicin Ingestion during Aerobic Exercise in Healthy Men. **Journal of**

Nutritional Science and Vitaminology, v. 53, n. 2, p. 124–132, 2007.

SLUGEŇOVÁ, K. et al. Drought and aluminium as stress factors in Norway spruce (*Picea abies*) seedlings. **Journal of Forest Science**, v. 57, n. No. 12, p. 547–554, 27 dez. 2011.

SONG, Y. et al. Proteomic analysis of copper stress responses in the roots of two rice (*Oryza sativa* L.) varieties differing in Cu tolerance. **Plant and Soil**, 2013.

SONI, U.; BRAR, S.; GAUTTAM, V. K. Effect of Seasonal Variation on Secondary Metabolites of Medicinal Plants. **International Journal of Pharmaceutical Sciences and Research**, 2015.

SOUMYA, S. L.; NAIR, B. R. Antifungal efficacy of *Capsicum frutescens* L. extracts against some prevalent fungal strains associated with groundnut storage. **Journal of Agricultural Technology**, 2012.

STRAUSS, S. Y.; AGRAWAL, A. A. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, n. 5, p. 179–185, maio 1999.

SU, C. A review on heavy metal contamination in the soil worldwide: Situation, impact and remediation techniques. **Environmental Skeptics and Critics**, v. 3, n. 2, p. 24, 2014.

SUDHA, G.; RAVISHANKAR, G. A. Influence of methyl jasmonate and salicylic acid in the enhancement of capsaicin production in cell suspension cultures of *Capsicum frutescens* Mill. **Current Science**, 2003.

SULTANA, Rafat et al. Pulse secondary metabolites: a perspective on human and animal health. **Plant secondary metabolites**, p. 1967, 2016.

SZARKA, A.; TOMASSKOVICS, B.; BÁNHEGYI, G. **The ascorbate-glutathione- α -tocopherol triad in abiotic stress response** *International Journal of Molecular Sciences*, 2012.

THALMANN, M.; SANTELIA, D. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. **New Phytologist**, v. 214, n. 3, p. 943–951, 2017.

VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology**

and Systematics, v. 24, n. 1, p. 353–377, 1993.

WAHYUNI, Y. et al. Metabolomics and molecular marker analysis to explore pepper (*Capsicum* sp.) biodiversity. **Metabolomics**, 2013.

WAKUTA, S. et al. Tolerance to Excess-Boron Conditions Acquired by Stabilization of a BOR1 Variant with Weak Polarity in Arabidopsis. **Frontiers in Cell and Developmental Biology**, v. 4, 3 fev. 2016.

WINK, M. Allelochemical properties or the raison d'être of alkaloids. In: **The alkaloids: chemistry and pharmacology**. [s.l.] Academic press., 1993. v. 43p. 1–118.

WINK, M. Chemical Ecology of Alkaloids. In: M., R. M. F. AND W. (Ed.). . **Alkaloids: Biochemistry, Ecology, and Medicinal Applications**. . New York and London.: Plenum Press, 1998. p. 265–300.

WINK, M. **Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective**Phytochemistry, 2003.

YANG, Z. B.; RAO, I. M.; HORST, W. J. **Interaction of aluminium and drought stress on root growth and crop yield on acid soils**Plant and Soil, 2013.

YILDIZ ZEYREK, F.; OGUZ, E. In vitro activity of capsaicin against *Helicobacter pylori*. **Annals of Microbiology**, 2005.

YOSHIBA, Y. et al. **Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress**Plant and Cell Physiology, 1997.

ZANELLA, M. et al. β -amylase 1 (BAM1) degrades transitory starch to sustain proline biosynthesis during drought stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 6, p. 1819–1826, 2016.

CAPÍTULO I

FOTOSSÍNTESE E PRODUÇÃO DE SUBSTÂNCIAS DE DEFESA EM DUAS POPULAÇÕES DE *Capsicum baccatum* var. *baccatum*

SANTOS, A.A.¹; BOARO, C.S.F.²

¹ Departamento de Ciências Biológicas/UNIFAI, 17800-000, Adamantina/SP. E-mail: alessandrasantos@fai.com.br

² Departamento de Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia da UNESP-Botucatu/UNESP, 18618000, Botucatu/SP

RESUMO

Os metabolismos primário e especializado, relacionados entre si são influenciados por fatores bióticos e abióticos. O objetivo deste estudo foi caracterizar e comparar desempenho fotossintético e produção de substâncias de defesa em duas populações de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* do Noroeste do estado de São Paulo-Brasil. Foram avaliadas 30 plantas, sendo 15 localizadas na fazenda Muracoshi e 15 na Lunardelli. Para estudar a relação entre o metabolismo primário e especializado foram avaliadas as variáveis incidência de galhas, fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas, conteúdo relativo de água, potencial hídrico foliar, perfil de voláteis foliares e α -solanina foram estudadas. As populações produziram concentração de α -solanina que atuou na defesa contra galhadores. Embora as duas populações tenham apresentado algumas diferenças entre os voláteis envolvidos na defesa, a da população Muracoshi apresentou maior incidência de insetos galhadores. Menor disponibilidade hídrica e a maior concentração de minerais em nível tóxico na população Muracoshi contribuíram com a morte das plantas. No entanto, pimenteiros da fazenda Lunardelli, também sujeitas a condições adversas de água, minerais e insetos galhadores, utilizou voláteis em mecanismo de defesa, o que junto às alterações fotossintéticas contribuiu para a sobrevivência das plantas, repelindo insetos galhadores e atraindo parasitoides que controlam suas populações. O desempenho fotossintético e voláteis foliares das duas populações de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* diferiram em função da intensidade de galhas e do excesso de minerais presentes no solo.

PALAVRAS-CHAVE: voláteis foliares, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, excesso mineral, déficit hídrico, galhas, Solanaceae.

INTRODUÇÃO

Os estudos sobre a relação entre metabolismo primário e especializado e as consequências do estresse sobre os dois têm aumentado (SHESHADRI; NISHANTH; SIMON, 2016). A maioria dos metabólitos especializados compartilham rotas metabólicas e estruturas químicas com substâncias do metabolismo primário (PÉREZ-URRIA; ÁVALOS GARCÍA,

2009; MOURA et al., 2019), sendo que os dois sofrem influência de condições adversas pelas quais a planta passa.

Substâncias orgânicas do metabolismo primário são típicas de todos os vegetais e desempenham funções essenciais no desenvolvimento, crescimento e reprodução, como aminoácidos, ácidos graxos, carboidratos, proteínas, lipídeos e ácidos nucleicos, amplamente distribuídos no reino vegetal (PÉREZ-URRIA CARRIL; ÁVALOS GARCÍA, 2009; SAGWAN; RAO; SHARMA, 2010). Os metabólitos especializados compõem um grupo de mais de 200.000 substâncias cuja concentração é variável em nível individual e populacional, tecido e fase de desenvolvimento da planta (NEILSON et al., 2013). Eles são restritos a alguns grupos vegetais e ligados principalmente à defesa contra herbívoros e patógenos, alelopatia, proteção contra raios UV e poluição, atração de polinizadores e dispersores, regulação do metabolismo e sinalização molecular (MEYER et al., 2013; PÉREZ-URRIA CARRIL; ÁVALOS GARCÍA, 2009). Os metabolismos estão interligados e compartilham substâncias em interação complexa e coordenada (NEILSON et al., 2013) por meio do sistema enzimático (PIOTROWSKI, 2008) e fatores de transcrição (AHARONI; GALILI, 2011).

De acordo com a teoria do balanço carbono-nitrogênio a disponibilidade desses elementos pode influenciar a produção de metabólitos especializados. Plantas crescendo em solos pobres direcionam nitrogênio para a produção de metabólitos de defesa. Por outro lado, plantas que crescem em ambientes pobres em carbono (baixa disponibilidade de luz solar) serão mais propensas a produzir substâncias à base de nitrogênio com funções energéticas ou similares às que o carbono cumpre quando as condições são favoráveis (BRYANT et al., 1983; AHARONI; GALILI, 2011). Isso pode ocorrer de acordo com as fases de vida da planta sendo que a alocação de recursos é direcionada para o metabolismo primário nas fases iniciais do vegetal devido à demanda energética (GAYLER et al., 2008). Assim, primeiramente há a produção de substâncias necessárias ao crescimento e desenvolvimento da planta e apenas em seguida, às custas do metabolismo primário, há a produção de metabólitos especializados (HAMILTON et al., 2001; NEILSON et al., 2013). Entretanto, o surgimento de substâncias especializadas multifuncionais, como os glicoalcaloides, pode ter sido favorecido evolutivamente devido à redução dos custos energéticos do metabolismo primário. Entre esses custos reduzidos está a menor taxa de transporte de diferentes substâncias e a possibilidade delas servirem como precursoras de outras do metabolismo primário (NEILSON et al., 2013).

Entre os fatores bióticos que influenciam as respostas fisiológicas estão a ação de predadores, comprometedora para a sobrevivência das plantas (FLORENTINE; RAMAN; DHILEEPAN, 2005; KMIEĆ et al., 2018). Alterações no metabolismo primário das plantas atacadas por herbívoros são consideradas respostas defensivas resultando em maior tolerância da planta à injúria (SCHWACHTJE; BALDWIN, 2008; BOLTON, 2009; ROJAS et al., 2014). Quando a planta é muito injuriada pelo herbívoro a fotossíntese pode ser reduzida levando ao aumento da produção de substâncias de defesa. Além disso, a localização do tecido e grau da injúria leva a abscisão e senescência foliar, reduzindo o tecido fotossintetizante, e, consequentemente, diminuindo assimilação e produção de carboidratos disponíveis para insetos herbívoros (ZHOU et al., 2015). Por outro lado, como resposta defensiva pode haver direcionamento de metabólitos primários para o tecido atacado com vistas ao aumento da disponibilidade de recursos para reforçar as defesas locais do tecido (BERGER; SINHA; ROITSCH, 2007; ZHOU et al., 2015). Portanto, a síntese de substâncias de defesa e componentes da fotossíntese, como a fluorescência e trocas gasosas, podem funcionar como importantes medidas de eficiência fotoquímica, que sofrem a influência de fatores bióticos e abiótico e indicam tolerância a condições adversas da espécie estudada (KRAUSE; WEIS, 1991).

A produção de metabólitos especializados atua como mecanismo de defesa ligado ao processo de invasão, colonização e reprodução do fitopatógeno (BARTWAL et al., 2013). Entre as barreiras químicas à proliferação do agente invasor existem as pré-formadas, ou seja, aquelas que são sintetizadas antes da chegada do invasor como alcaloides, fenóis e glicosídeos cianogênicos, e as pós-formadas, ou seja, aquelas que são sintetizadas após a chegada do invasor como voláteis (HUANG et al., 2003; RIEDLMEIER et al., 2017), fitoalexinas, proteínas de resistência (PR) e espécies reativas de oxigênio (EROs) (DA SILVA et al., 2008).

Embora a parte aérea da planta seja a mais estudada com vistas à compreensão dos mecanismos de defesa contra herbívoros e patógenos pode haver uma relação mais complexa entre órgãos como raiz e caule determinando as respostas defensivas (KAPLAN et al., 2008; ERB et al., 2009; SHABALA et al., 2016). Substâncias de defesa produzidas na raiz posteriormente podem ser translocadas para desencadear uma resposta defensiva nas partes aéreas atacadas (ERB et al., 2009, SHABALA et al., 2016). Essa estratégia pode ser explicada por condições em que os parasitas destroem grande proporção de folhas, pois, o sítio de biossíntese dessas substâncias fica protegido no solo (ERB et al., 2009; KAPLAN et al., 2008).

Assim, a relação entre metabolismo primário e especializado não está ligada apenas bioquimicamente, mas também entre diferentes partes da planta.

A pimenteira Cumari (*Capsicum baccatum* var. *baccatum*) é uma das poucas pimentas remanescentes na condição silvestre (CARVALHO et al., 2006). Entre as substâncias de defesa já descritas para essa espécie estão principalmente as capsaicinas, alcaloides presentes nos frutos (GUILLEN; TITO; MENDOZA, 2018), voláteis (BOGUSZ JUNIOR et al., 2012), compostos fenólicos (RODRÍGUEZ-BURRUEZO et al., 2009). Assim, a preservação da espécie nos locais em que ocorre pode depender em grande parte da compreensão não só de seus processos de germinação e dispersão, mas também, de como ela se estabelece e sobrevive nesses ambientes, muitos deles, alterados pelo ser humano. Consequentemente, são importantes estudos que relacionem múltiplos fatores ambientais que interagem entre si para revelar os mecanismos fisiológicos de tolerância à fatores bióticos e abióticos onde pimenteiras do gênero *Capsicum* ocorrem (OKUNLOLA et al., 2017). Portanto, a compreensão da síntese dessas substâncias em diferentes populações de tamanhos e idades diferentes (seringal da área Muracoshi é menor e mais jovem que o da Lunardelli), pode esclarecer quais fatores são adversos ao desenvolvimento de *C. baccatum* var. *baccatum*. O objetivo deste estudo foi caracterizar e comparar desempenho fotossintético e a produção de substâncias de defesa em duas populações de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* do Noroeste do estado de São Paulo - Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi desenvolvido em abril de 2019 em duas áreas próximas ao município de Valparaíso/São Paulo, Brasil nas Fazendas Lunardelli (21° 21' 14''S; 51°02'19''W) e Muracoshi (21°11'48''S; 50° 50' 40'' W), com duas populações de pimenteiras (*Capsicum baccatum* var. *baccatum*), que ocorrem de forma espontânea em seringais. Os seringais em que as pimenteiras ocorrem estão localizados em fazendas distantes 30 km entre si e circundadas por canaviais. As seringueiras (*Hevea brasiliensis*), apresentam entre 4 e 6 metros de altura e o solo é do tipo latossolo vermelho. No município a altitude é de 449 m, com temperatura média anual igual a 24 ° C e pluviosidade média de 1168 mm. O clima é considerado quente e úmido (Aw) segundo a classificação de Köppen e Geiger (KOTTEK et al., 2006).

Foram selecionadas aleatoriamente 15 pimenteiras em cada área, totalizando 30 plantas amostradas, que foram marcadas e numeradas com placas de plástico e acompanhadas durante todo o período do estudo.

Temperatura, pluviosidade e composição química do solo

Os dados de variações de pluviosidade e temperatura locais e mensais foram obtidos através do site CIIAGRO para a região de Valparaíso, SP (Figura 1).

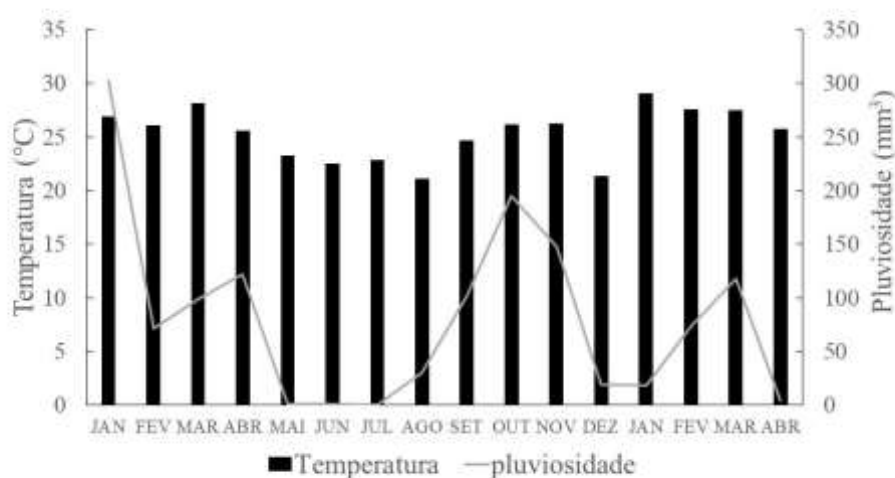


Figura 1. Temperatura e pluviosidade entre janeiro de 2018 e abril de 2019

A figura acima mostra que a variação da temperatura foi menor do que a da pluviosidade, que esteve abaixo de 50 mm durante a estação seca e atingiu picos na estação chuvosa que chegaram até 200 - 300 mm (outubro - janeiro). Por outro lado, houve variação na estação chuvosa entre os anos e em 2019 o período de seca foi maior do que em 2018.

Para avaliar as características químicas do solo foram sorteados dez pontos em cada área, os quais foram em seguida incorporados em uma amostra única. Após homogeneização, as amostras foram secas a 30°C em estufa por 24 horas, peneiradas e avaliadas. As características físicas e químicas do solo das duas áreas foram avaliadas (Tabelas 1, Anexo 2).

Tabela 1. Composição química do solo das áreas das fazendas onde foram estudadas as duas populações de pimenteiras (*Capsicum baccatum* var. *baccatum*) (M= Fazenda Muracoshi; L= Fazenda Lunardelli).

interior do psicrômetro (KLEIN; REICHERT; REINERT, 2006). Após o equilíbrio, o tempo médio de cada determinação foi igual a cinco minutos.

Fluorescência

As medidas de fluorescência da clorofila *a* foram realizadas com fluorômetro portátil de luz modulada acoplado ao GSF 3000 sob irradiância saturante (LED-Array 3055-FL PAM-Fluorômetro). As medidas de cada indivíduo avaliado foram realizadas em folha totalmente expandida e madura no período entre 7:00 e 11:00 h. Para tanto, foram determinados a eficiência quântica da antena do PSII (F_v'/F_m') (KITAJIMA; BUTLER, 1975) e efetiva ($\mu F/F_m = \Delta F/F_m'$) do fotossistema II (FSII) (GENTY, BERNARD; BRIANTAIS, JEAN-MARIE; BAKER, 1989), taxa de transporte de elétrons no fotossistema II ($ETR = DFFF * \Delta F/F_m' * 0,5 * 0,84$), energia fotoquímica utilizada no transporte de elétrons - *quenching* fotoquímico (qP) (SCHREIBER; SCHLIWA; BILGER, 1986), dissipação de calor no complexo antena (D) energia não dissipada e não utilizada na fase fotoquímica (E_x), que pode ser direcionada para drenos alternativos de elétrons, como por exemplo, redução de nitrito a amônia, formação de espécies reativas de oxigênio e ciclo das xantofilas.

Trocas gasosas

As análises de trocas gasosas foram realizadas utilizando equipamento com sistema aberto com analisador de CO₂ e vapor d'água por radiação infravermelha (*Infra Red Gas Analyser* – IRGA, modelo GSF 3000, Walz). Essas medidas foram realizadas no período da manhã entre 9:00 e 11:00 horas em dia ensolarado e em folhas completamente expandidas. A PAR média foi de 120,66 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e CO₂ de 4,20 ppm na área Murakoshi e de 276 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ CO₂ de 3,95 ppm na Lunardelli. Foram medidas a taxa de assimilação de CO₂ (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$), déficit de pressão de vapor (DVP), taxa de transpiração (E , $\text{mmol vapor d'água m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e concentração interna de CO₂ na folha (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ar}$). A eficiência do uso da água (EUA , $\mu\text{mol CO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$) foi calculada a partir da relação A/E e a eficiência instantânea de carboxilação (EIC - A/C_i) [$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}) / (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$]. O esquema a seguir explica a trajetória da energia do complexo antena até a produção de moléculas ricas em energia:

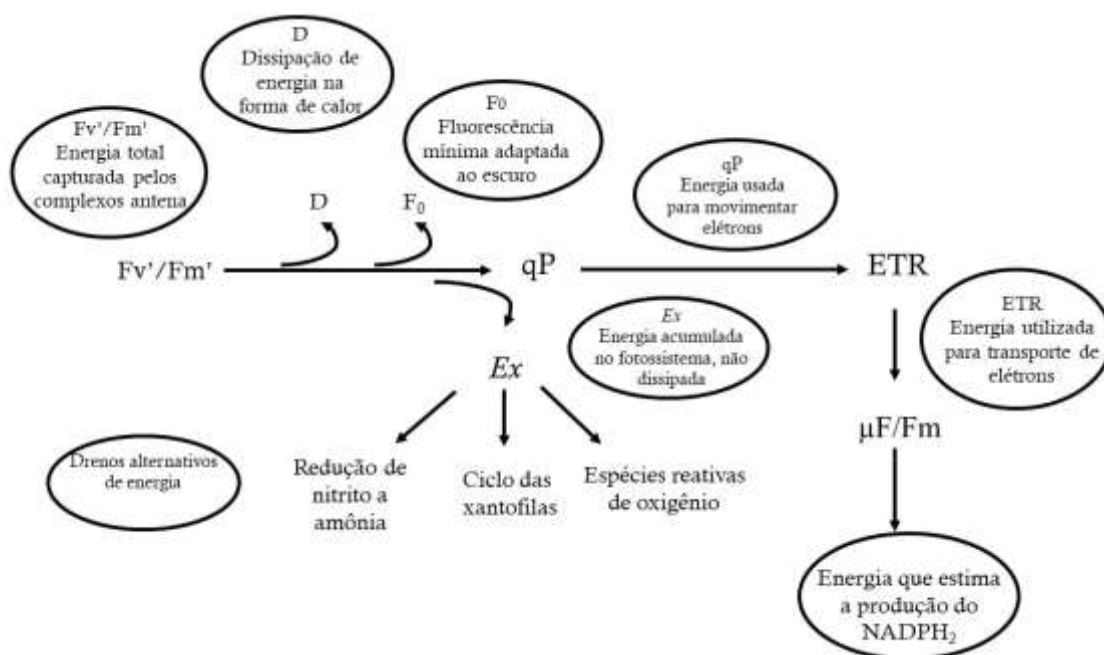


Figura 2. Esquema demonstrativo do processo de direcionamento da energia da luz incidente sobre a folha e capturada pelos complexos antena. F_v'/F_m' = eficiência quântica da antena do PSII, F_0 = fluorescência mínima adaptada ao escuro, D = dissipação de calor no complexo antena, Ex = energia não dissipada e não utilizada na fase fotoquímica, qP = *quenching* fotoquímico, ETR = taxa de transporte de elétrons, efetiva quântica efetiva do Fotossistema II ($\mu F/F_m$). (CAMPOS, 2021; em fase de pré-publicação).

Perfil de voláteis foliares

A coleta do material foliar ocorreu entre 7:00-17:00 h. Após secagem em temperatura ambiente as amostras foram avaliadas no Departamento de Fitoquímica do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC). A captura de voláteis foi feita pelo método de micro-extração em fase sólida em modo headspace (HS-SPME) utilizando-se 75 μm of carboxen/polydimethylsiloxane CAR/PDMS com manual do usuário (SUPELCO).

Folhas (50mg de massa seca) foram acondicionadas em frasco de vidro (10 ml) com água destilada (5 ml) o qual foi em seguida selado. A solução foi aquecida em banho-maria a 90°C durante uma hora. Após esse período, a fibra foi introduzida no vial, exposta ao *headspace* para a captura dos voláteis durante 15 minutos. Os voláteis foram imediatamente dessorvidos em 220 °C, separados e detectados usando cromatógrafo acoplado a espectrômetro de massas (CG-EM-Shimadzu, QP-5000).

A composição química dos voláteis foliares foi obtida por cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas (CG-EM-Shimadzu, QP-5000), com impacto de elétrons

(70 eV); detector a 230 ° C, dotado de coluna capilar de sílica fundida DB-5 (30 m x 0,25 mm x 0,25 µm) e gás de arraste Hélio (fluxo 1,0 mL min⁻¹), utilizando um programa de temperatura de 35° C a 200° C, 3°C/min; 200°C – 240°C, 15°C/min, splitless.

Para identificação dos voláteis, os espectros de massa gerados para cada uma das 30 amostras (15 da população Lunardelli e 15 da população Muracoshi) foram comparados aos do banco de dados do sistema CG-EM (Nist. 62 Libr.) e o índice de retenção calculado (IR) foi determinado, comparando-os com a literatura (ADAMS, 2017). Para obter o IR das substâncias, uma mistura de *n*-alcanos (C₈-C₂₄; Sigma Aldrich 99%) foi analisada nas mesmas condições operacionais das amostras, e a equação de Van den Dool e Kratz foi usada (VAN DEN DOOL; KRATZ, 1963).

$$IR: 100 \times N \times (tR_{\text{subst}} - tR_{\text{hidant}} / tR_{\text{hidpost}} - tR_{\text{hidant}}) + 100 \times C_{\text{ant}}$$

N: número de átomos de carbono do n-alcano

tR_{subst}: tempo de retenção da substância

tR_{hid ant}: tempo de retenção do hidrocarboneto anterior

tR_{hid post}: tempo de retenção do hidrocarboneto posterior

C_{ant}: número de carbonos do hidrocarboneto anterior.

Análise e quantificação de α-solanina

A extração do glicoalcaloide α-solanina foi realizada seguindo a metodologia proposta por Dao e Friedman (1996), após otimização. Trezentos miligramas de folhas secas foram moídas em almofariz e pistilo durante dois minutos com 20 mL ácido acético 5%. O macerado foi submetido a 3 horas de extração sob agitação em agitador magnético em temperatura ambiente, a seguir filtrado em papel filtro sob vácuo. O filtrado teve o pH ajustado entre 10 e 11 com hidróxido de amônio e transferido para funil de separação de 125 mL para extração dos glicoalcaloides. Para tanto, adicionou-se 20 mL de butanol ao filtrado. Após a separação das fases a solução butanólica foi transferida para um béquer de 50 mL. O mesmo procedimento foi repetido por mais uma vez.

A solução butanólica foi concentrada em rotaevaporador para obtenção do extrato e redissolvido em 1 mL metanol (**grau HPLC, Sigma Aldrich, pureza de $\geq 99\%$**) para as análises cromatográficas.

As amostras e o padrão de α -solanina foram filtrados em filtros de 0,22 μm e analisados em cromatógrafo líquido de alta eficiência (UV HPLC Thermo Fisher) com bomba gradiente e detector UVVIS utilizando de coluna de fase reversa C_{18} (150 x 4,6mm e diâmetro de partícula de 5 μm). A fase móvel foi constituída por 50 mM de fosfato de amônio monobásico (pH 3,5) com ácido fosfórico (Fase A) e acetonitrila (Fase D), iniciando com 80 % de fase A (ácido fosfórico) e 20% de D (acetonitrila), 16 minutos 15 % (A) e 85 (D), 18 minutos 80% (A) e 20 % (D), com vazão de 0,6mL/min por 30 minutos e comprimento de onda de detecção de 208 nm.

A identificação da α -solanina foi realizada pela comparação do tempo de retenção do pico da amostra com o tempo de retenção do padrão e com co-injeção da solução do padrão de α -solanina (**Sigma Aldrich, pureza $\geq 99,9\%$**).

A curva de calibração foi preparada utilizando soluções de α -solanina com volume da solução padrão de trabalho para seis pontos equivalentes a 56, 28, 14,7, 3,5 e 1,75 ppm que geraram a equação $Y = 0,1565x - 0,0001$ com $R^2 = 1$. Não foram feitas repetições para elaboração da curva.

Carboidratos foliares

Açúcares solúveis totais foram obtidos de amostra com 100 mg de massa seca foliar, por extração em etanol 80%, processo repetido três vezes. Ao final, todos os sobrenadantes das extrações foram unidos e o precipitado congelado (GARCIA et al., 2006).

Amido foi extraído do pellet por tripla extração com ácido perclórico a 52% gelado e os sobrenadantes unidos foram armazenados em falcon até a leitura (GARCIA et al., 2006).

A quantificação dos açúcares solúveis totais e amido foi realizada pelo método da antrona, sendo as leituras realizadas em espectrofotômetro a 620 nm e os resultados expressos em curva padrão de glicose (MORRIS, 1948; YEMM; WILLIS, 1954).

O perfil dos açúcares solúveis foi determinado por cromatografia iônica de alta eficiência (Dionex ICS-5000⁺). As trinta amostras de açúcares solúveis e os padrões foram

filtrados em filtro de 0,22 µm e analisados em sistema de cromatografia, equipado com bomba quaternária, amostrador automático, detector eletroquímico DCS-5000 (Thermo®), coluna P-100 (Carbopack®), eletrodo de trabalho de ouro e o de referência Ag/AgCl. As fases eluentes A, B e C foram, respectivamente, hidróxido de sódio 640 mM, acetato de sódio 0,5M e água ultrapura, com vazão de 0,7 ml/min por 35 minutos. Não foram feitas repetições nas injeções das amostras.

A identificação dos açúcares solúveis foi realizada pela comparação do tempo de retenção do pico das 30 amostras com o tempo de retenção das misturas de padrões (trialose, manose, arabinose, glicose e frutose; Sigma Aldrich grau HPLC, 99,9% de pureza) e com a co-injeção da solução dos padrões com a amostra.

Utilizou-se curva de calibração construída com a análise para quantificar cada açúcar, equivalendo a sete pontos cujas diluições foram 0.01, 0.1, 0.2, 0.4, 0.8, 1 e 2 ppm (Tabela 2). A curva feita para manose não apresentou dados detectáveis nas concentrações de 0.01 e 0.1 ppm e foram excluídos da equação. A seguir, as áreas dos picos foram plotadas contra as concentrações de cada padrão.

Tabela 2. Equações geradas com as diluições para a conversão dos valores de concentração de cada açúcar, amido ou açúcares totais nas amostras.

Substâncias	Equação	Valor de R ²
Amido	$Y = 0,0088 x + 0,0299$	0,9817
Açúcares totais	$Y = 0,0097 x + 0,0763$	0,98
Arabinose	$Y = 0,814 x - 0,0036$	1
Trialose	$Y = 0,3909 x - 0,0000007$	1
Glicose	$Y = 0,6074 x + 0,0001$	1

Frutose	$Y = 0,0765 x + 0,0033$	1
Manose	$Y = 0,0541 x + 0,0094$	1

Os valores dessas equações foram utilizados para quantificar o conteúdo dos açúcares nas amostras, expresso em mg g^{-1} de massa seca foliar. Essas avaliações foram desenvolvidas no Departamento de Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia da do IB-UNESP-Botucatu.

Incidência de galhas

A incidência de galhas foi avaliada pela média das galhas no mês de abril, em ramos e folhas, nos mesmos indivíduos marcados nas duas populações para amostragem de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e concentração de voláteis e α -solanina. Utilizou-se o índice de galhas (IG) que é definido pela escala semi-quantitativa do número de galhas ou massas de ovos: 0 =0, 1=1-2, 2=3-10, 3=11-30, 4=31-100, 5 = >100 (TAYLOR; SASSER, 1978).

ANÁLISE DE DADOS

As médias das variáveis de fluorescência, trocas gasosas, conteúdo relativo de água, potencial água foliar, incidência de galhas entre ramos e folhas, voláteis, concentração de α -solanina, açúcares totais, amido, açúcares solúveis foram comparados entre as populações, a partir do teste não-paramétrico de Mann-Whitney ($p \leq 0,05$). Mapa de calor foi gerado para analisar as semelhanças entre as amostras individuais de voláteis, α -solanina e carboidratos presentes nas folhas da pimenteira Cumari no website MetaboAnalyst (<http://www.metaboanalyst.ca>) com dados normalizados, distância euclidiana e algoritmo ward. O teste de Mann-Whitney foi realizado utilizando o programa estatístico PAST versão 3.25.

RESULTADOS

Fluorescência da clorofila *a* e trocas gasosas

Eficiência quântica da antena do PSII, energia não dissipada e não utilizada na fase fotoquímica, e conteúdo relativo de água revelaram-se maiores na população da fazenda

Muracoshi (Figura 3,5). Entretanto, *quenching* fotoquímico, taxa de transporte de elétrons, eficiência quântica efetiva, dissipação de calor no complexo antena, assimilação de carbono, taxa transpiratória, condutância estomática e déficit de pressão de vapor de água foliar foram maiores na população da fazenda Lunardelli (Figura 3,4). Concentração interna de carbono, eficiência do uso da água, eficiência instantânea de carboxilação (EIC - A/C_i) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] / [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] e o potencial água foliar não diferiram entre as áreas (Figura 4,5).

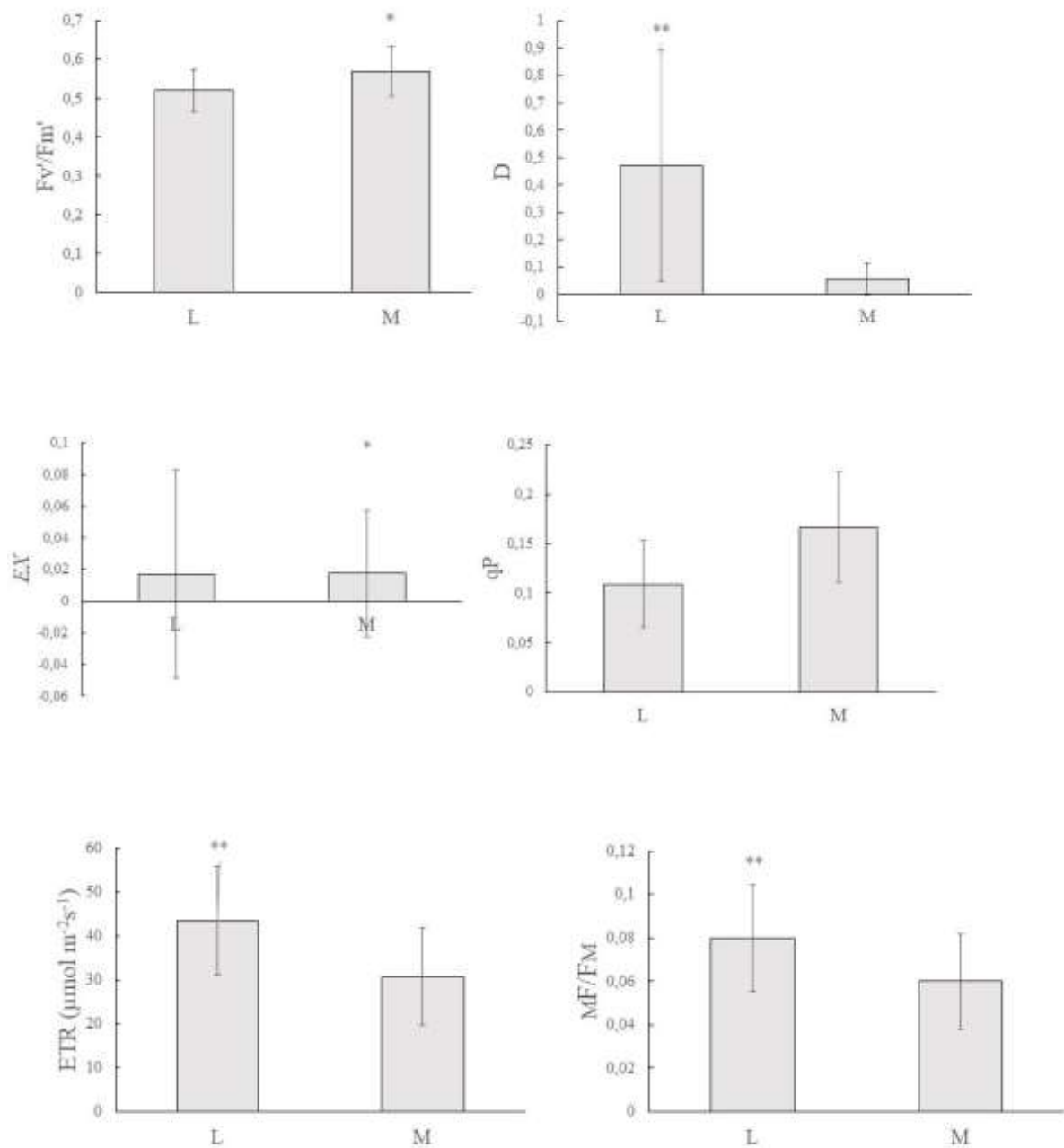
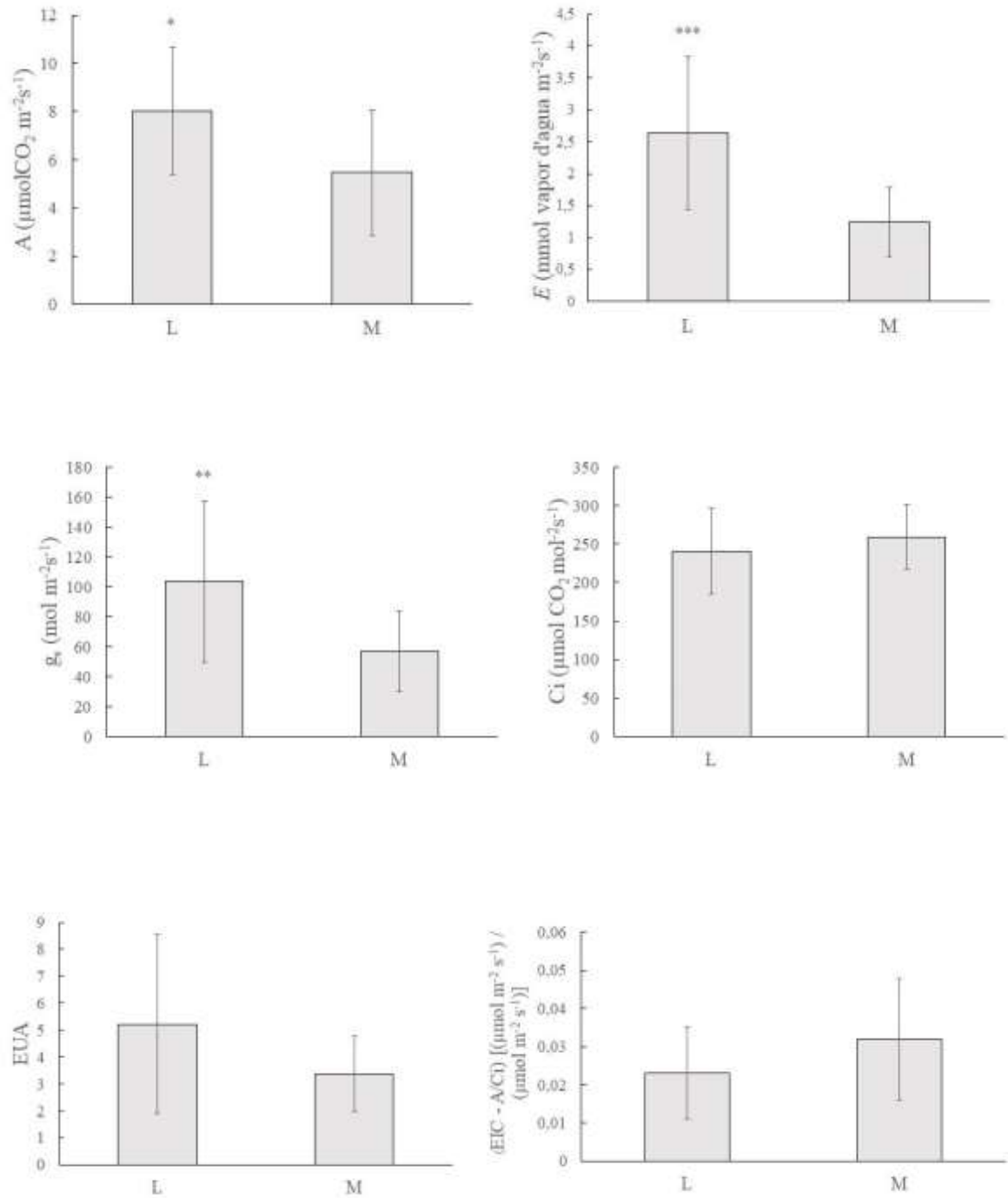


Figura 3. Eficiência quântica da antena do PSII (F_v'/F_m'), dissipação de calor no complexo antena (D), energia não dissipada e não utilizada na fase fotoquímica (Ex), *quenching* fotoquímico (qP), taxa de

transporte de elétrons (ETR), efetiva quântica efetiva do fotossistema II ($\mu F/FM$), das populações Muracoshi (M) e Lunardelli (L) (São Paulo, Brasil) de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*. (* $p=0,05$; ** $p=0,001$).



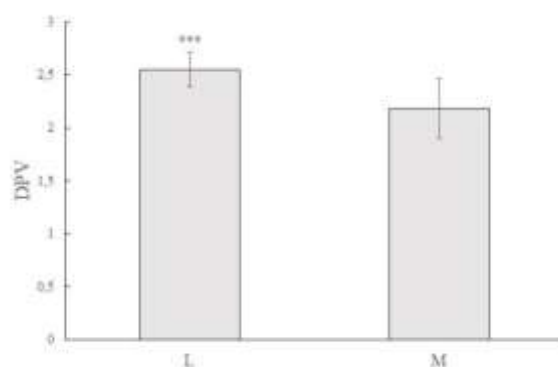


Figura 4. Trocas gasosas, taxa de assimilação de CO₂ (A), taxa de transpiração (E), condutância estomática (gs), concentração interna de CO₂ na folha (Ci), eficiência do uso da água (EUA), eficiência instantânea de carboxilação (EIC - A/Ci) [(μmol m⁻² s⁻¹) / (μmol m⁻² s⁻¹)], Déficit de pressão de vapor foliar (DPV), das populações Muracoshi (M) e Lunardelli (L) (São Paulo, Brasil) de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* (* p=0,05; ** p=0,001; ***p=0,0001).

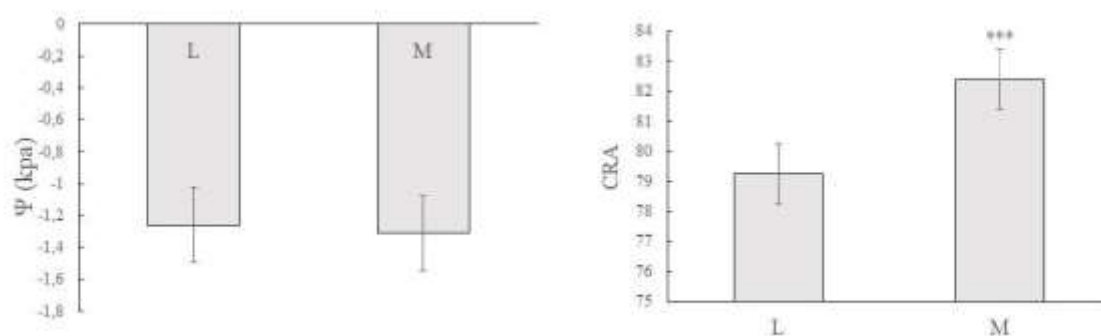


Figura 5. Potencial de água foliar (Ψ) e Conteúdo relativo de água (CRA), das populações Muracoshi (M) e Lunardelli (L) (São Paulo, Brasil) de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* (***) p=0,001).

Perfil de voláteis foliares

Nas populações da fazenda Lunardelli e Muracoshi foram identificadas 11 substâncias representando, respectivamente, 86,56 % e 90,02% das porcentagens relativas. Heptanal e (E)-2-heptanal foram identificadas, exclusivamente em indivíduos da fazenda Muracoshi (Tabela 3). Dentre as substâncias identificadas mais abundantes nas duas populações, hexanal e 2-etil-furano, as proporções relativas (média) não diferiram entre as áreas amostradas (Tabela 3).

Tabela 3. Composição química média (%) dos componentes voláteis foliares das populações Muracoshi (M) e Lunardelli (L) (São Paulo, Brasil) de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*.

Classe química/ Substâncias	IR _C	IR _L	ÁREA LUNARDELLI			ÁREA MURACOSHI			Mann-Whitney
			Min	Max	Média	Min	Max	Média	
Aldeído									
hexanal	803	801	6,23	38,23	21,60	10,82	28,72	19,56	U=0,89; p=0,49
(E)-2-hexenal	852	855	2,64	13,41	6,09	2,41	7,35	5,19	U=0,86; p=0,41
heptanal	956	954	-	-	-	2,31	7,42	6,8	U=67,5; p=0,01
(E)-2-heptanal	987	985	-	-	-	1,81	7,16	3,9	U=45; p=0,0009
n-octanal	1002	998	3,45	7,99	4,49	2,72	7,13	4,34	U=70; p=0,12
n-nonanal	1102	1100	2,86	14,05	7,9	3,84	10,94	7,96	U=89; p=0,49
n-decanal	1202	1201	3,16	9,4	5,08	2,34	6,59	4,35	U=81; p=0,31
Cetona									
6-metil-5-hepten-2-ona	987	985	2,34	7,69	4,62	2,33	5,74	3,87	U=82; p=0,33
Furano									
2-etil furano	708	703	4,98	25,86	12,58	1,92	20,44	8,82	U=0,66; p=0,09
2-pentil furano	991	988	1,29	3,45	2,39	3,04	3,74	3,37	U=101; p=0,82
ni	748	-	11,46	29,73	21,88	16,24	34,45	21,87	U= 0,99; p=0,81
Total identificado (%)					87,56	90,02			

ni = Substância não identificada

(-) não detectado

*IR_C= índice de retenção linear calculado e IR_L = índice de retenção linear da literatura (Adams, 2017); p ≤ 0,05.

Análise e quantificação de α -solanina

O glicoalcaloide α -solanina apresentou concentrações que variaram entre 20,02 e 124 mg g⁻¹ de folha seca em plantas da área Muracoshi e entre 50,6 e 260 mg g⁻¹ de folha seca em plantas da área Lunardelli. Embora sua presença nas folhas de *C. baccatum* var. *baccatum* tenha sido identificada, não houve diferença entre as suas concentrações entre plantas de ambas as áreas (U=75, p= 0,12) Figura 6.

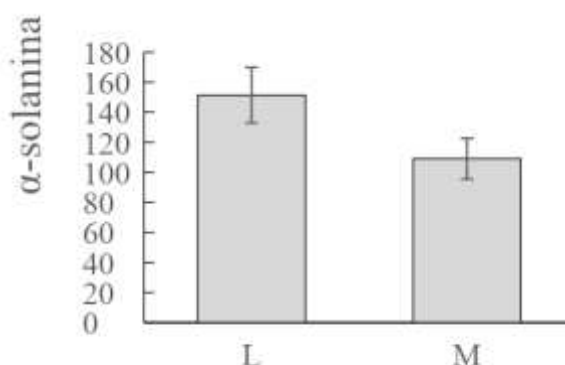


Figura 6. Concentração de α -solanina foliar (mg g⁻¹ de massa seca) das populações Lunardelli (L) e Muracoshi (M) (São Paulo, Brasil) de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*.

Carboidratos foliares

Houve diferença nas concentrações de arabinose ($U=60$, $p=0,03$), glicose ($U=30$, $p=0,04$), triose (U=30, $p=0,008$) e frutose ($U=45$, $p=0,04$) entre as duas populações de *C. baccatum* var. *baccatum*. No entanto, não houve diferença entre as de manose ($U=103$, $p=0,7$), amido ($U=85$, $p=0,26$) e açúcares totais ($U=93$, $p=0,43$), Figura 7.

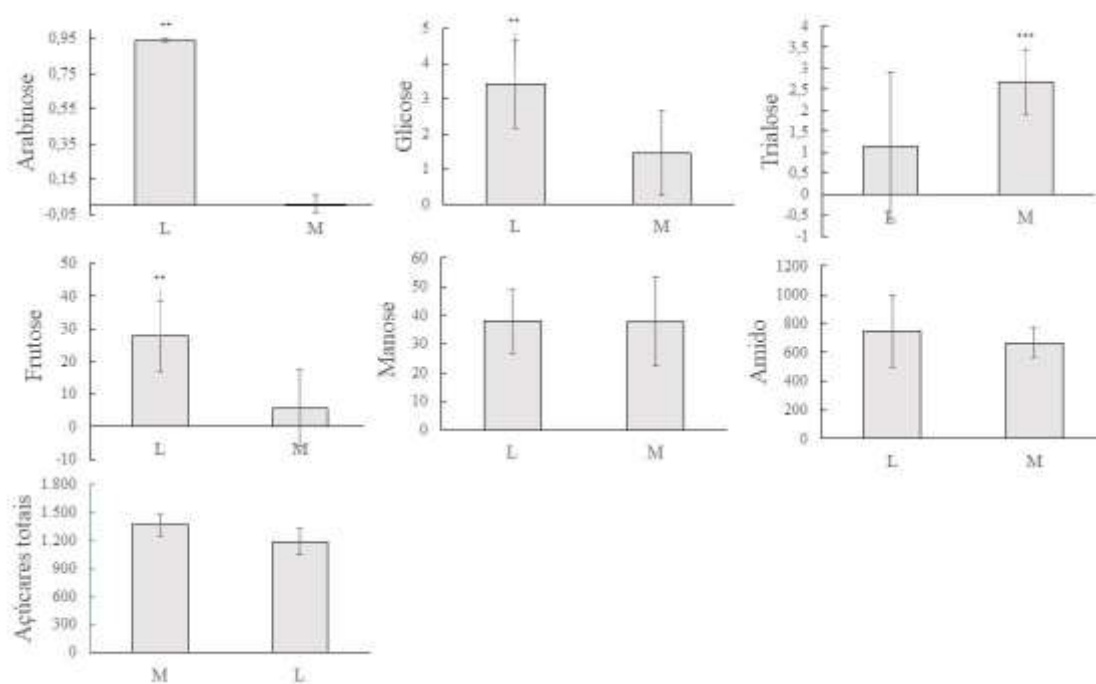


Figura 7. Concentração média de carboidratos em massa seca foliar (mg g⁻¹) das populações Muracoshi (M) e Lunardelli (L) (São Paulo, Brasil) de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*. (** $p=0,001$; *** $p=0,0001$).

Incidência de Galhas

A incidência de galhas nos ramos e folhas em Abril de 2018 foi maior na área da fazenda Muracoshi do que na área da fazenda Lunardelli ($U=22,5$, $p=0,00005$; $U=22$, $p=0,00002$, respectivamente) Figura 8.

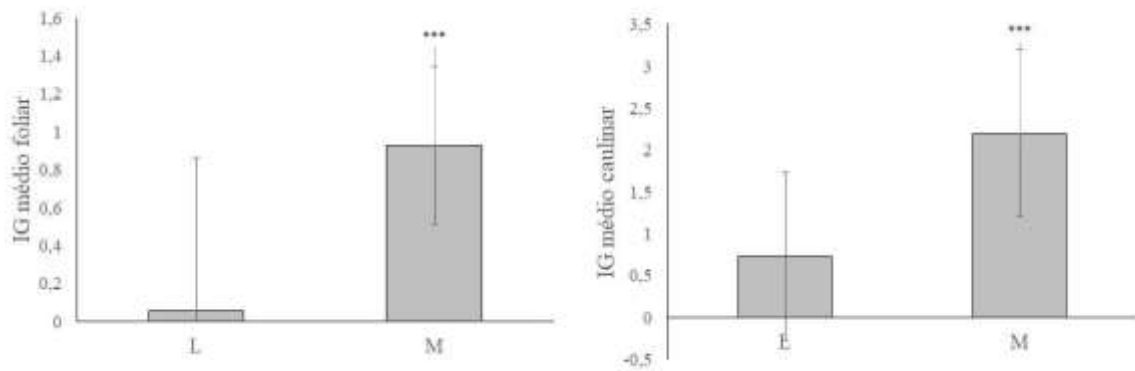


Figura 8. Índice de galhas (IG) médio em folhas e caule das populações Muracoshi (M) e Lunardelli (L) (São Paulo, Brasil) de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* (***p=0,0001).

As populações, de modo geral, produziram concentrações médias semelhantes de voláteis e α -solanina. Glicose, frutose e arabinose foram maiores em Lunardelli e trialose na Muracoshi. As substâncias 2-etil-furano, n-decanal, hexanal, (*E*)-2-hexenal, 6-metil-5-heptenona apresentam maior relação com a população Lunardelli, enquanto n-nonanal, heptanal, (*E*)-2-heptanal, 2-pentil-furano, *n*-octanal estão mais relacionadas com a população Muracoshi. (Figura 9, Anexo 3).

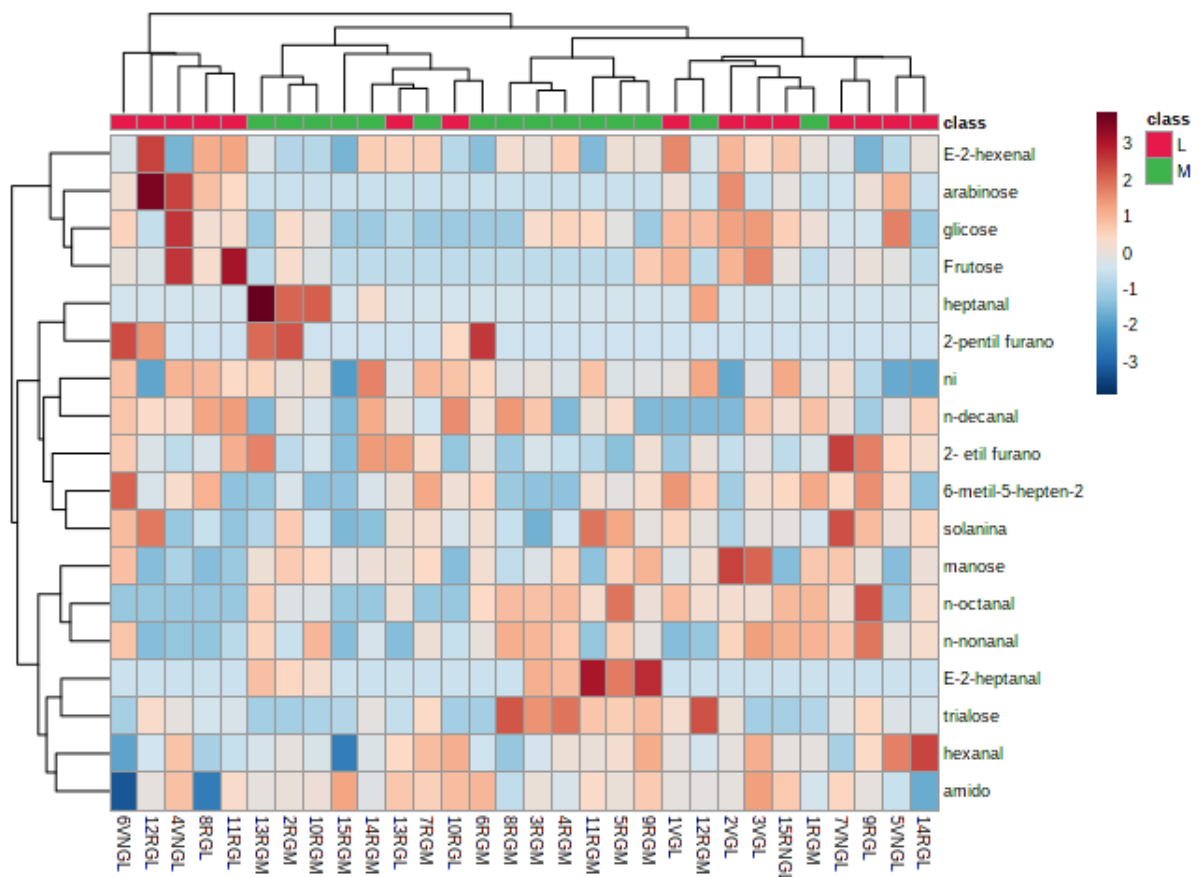


Figura 9. Mapa de calor de voláteis, α -solanina, amido, manose, glicose, arabinose e frutose em indivíduos das populações de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* nas populações Muracoshi (M) e Lunardelli (L) (São Paulo, Brasil). R=indivíduos reprodutivos, V= indivíduos vegetativos, G=indivíduos galhados e, SG=indivíduos não galhados. Cada linha no mapa de calor representa uma substância analisada. Azul escuro representa menor concentração e vermelho escuro maior.

DISCUSSÃO

A semelhança entre o potencial hídrico foliar nas duas populações sugere a mesma capacidade de condução de água até os tecidos foliares. No entanto, o maior conteúdo relativo de água das plantas da população Muracoshi pode ser explicado pela condutância estomática e DPV menores, dificultando assim a perda de água por transpiração e maior conteúdo de água na folha.

O déficit de pressão de vapor foliar (DPV) representa a quantidade de vapor d'água necessária para saturar o ar, sendo indicador da demanda evaporativa da atmosfera, frequentemente associado à condutância estomática. A redução da abertura estomática representa estratégia das plantas para maximizar a eficiência do uso da água. Os estômatos de modo geral permanecem com maior abertura quando o déficit de pressão de vapor é menor, ou seja, a umidade relativa é maior (RODRIGUES et al., 2011a). Ainda que elevados valores de DPV aumentem a transpiração foliar (GHANEM et al., 2020), Erickson e Markhart (2001) registraram que o DPV nem sempre aumenta a transpiração foliar. Os resultados do presente estudo estão de acordo com os estudos acima registrados e podem explicar melhor desempenho das trocas gasosas na população da população Lunardelli. A disponibilidade de água está relacionada com o grau de estresse a que a planta está submetida e a tolerância pode variar com a espécie. Nesse sentido, as pimenteiras da população Lunardelli transpiraram mais porque a condição hídrica favoreceu e a disponibilidade de água pode proporcionar maior abertura estomática e favorecer processos fisiológicos em Solanaceae (DA SILVA et al., 2015).

A atividade fotossintética pode ser reduzida durante estresse por ataque de predadores devido ao custo energético da produção de compostos defensivos, conforme observado na população Muracoshi, com maiores concentrações de heptanal e (*E*)-2-heptanal, resultados que estão de acordo com aqueles propostos por Zhou e colaboradores (2015). A produção de substâncias de defesa se torna necessária para favorecer a sobrevivência da planta, mas sua síntese envolve o uso de moléculas ricas em carbono desviadas da fotossíntese. Por outro lado, quando sob ataque de predador a planta pode reduzir a fotossíntese para diminuir a

disponibilidade de recursos para o inseto limitando sua ação prejudicial sobre o tecido atacado. A condutância estomática é um dos principais fatores limitantes da assimilação (SINGH; RAJA REDDY, 2011) e na população Lunardelli maior condutância estomática e maior transpiração contribuíram com a maior assimilação de carbono. Nessa área a taxa de transporte de elétrons, eficiência quântica efetiva e *quenching* fotoquímico foram maiores. Assim, a energia absorvida pelo complexo antena foi direcionada em grande parte para etapa fotoquímica para promover a redução do carbono no final do ciclo de Calvin-Benson de forma mais eficiente que as pimenteiras da população Muracoshi. Maior abertura estomática, transpiração e assimilação para essa área, sugerem condição hídrica melhor na população Lunardelli do que na Muracoshi.

A eficiência quântica da antena do PSII (F_v'/F_m') indica capacidade dos complexos antena do fotossistema II em captar energia luminosa (GORBE; CALATAYUD, 2012; MURCHIE; LAWSON, 2013). As pimenteiras coletadas na população Muracoshi apresentaram eficiência quântica da antena do PSII maior (F_v'/F_m'), indicando elevada quantidade de fótons atingindo o fotossistema II. Essa energia, no entanto, não foi utilizada, conforme revela a elevada energia não dissipada e não utilizada na fase fotoquímica (E_x). Nessa área as plantas com maior captação de luz e maior energia não dissipada ou usada na fase fotoquímica (E_x), o que talvez tenha ocasionado danos à membrana e contribuído para a morte das plantas dessa área. Embora a incidência de luz seja um fator determinante para a produtividade da planta, o excesso de luz pode ser estressante e causar danos (GORBE; CALATAYUD, 2012).

O *quenching* fotoquímico indica a quantidade de centros de reação abertos, enquanto a eficiência quântica efetiva representa a quantidade de energia destinada para a produção de moléculas de poder redutor (GORBE; CALATAYUD, 2012). A elevada concentração de zinco na população Muracoshi pode ter auxiliado na redução da eficiência quântica efetiva ($\mu F/F_m$), transporte de elétrons e dissipação de energia na forma de calor (D), levando a possíveis danos ao fotossistema uma vez que esse mineral pode interferir na fotossíntese conforme relatado por Dhir e Srivastava (DHIR; SRIVASTAVA, 2013). Talvez essas diferenças de CRA, DPV, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e produção de substâncias de defesa entre as populações encontrem explicação nos níveis de cobre, ferro, manganês e zinco, elevados e prejudiciais na população Muracoshi.

Excesso de minerais encontrados no ambiente em que as plantas se encontram podem funcionar como fator estressante por causar alterações fisiológicas diretas ou indiretas, o que

pode reduzir o vigor e crescimento da planta (YADAV, 2010; BAKER, 1987), especialmente pelo seu efeito inibitório sobre a fotossíntese (APPENROTH, 2010), como observado na população Muracoshi que apresentou elevada energia não dissipada e não utilizada na fase fotoquímica (*Ex*).

As fazendas Muracoshi e Lunardelli apresentaram solo com pH iguais, respectivamente, a 4,6 e 4,7, indicativos de solos ácidos, abaixo de pH 5,5 (YADAV, 2010). Solos mais ácidos favorecem a absorção de metais pesados pelas plantas e as elevadas concentrações de metais pesados como zinco e cobre verificados nas duas populações e mais elevados na Muracoshi podem favorecer absorção e toxicidade, confirmada pela morte de todos os indivíduos dessa última população, o que foi ocorrido um mês após a amostragem das duas populações, em maio de 2019. A população Lunardelli não ter sido extinta pode encontrar explicação no fato de que algumas plantas crescem em solos contaminados com “metais pesados”, que provavelmente sem acumulam na planta (YADAV, 2010), desenvolvendo formas de exclusão ou tolerância (ANGELOVA; BABRIKOV; IVANOV, 2009). Pimenteiras do gênero *Capsicum* já foram descritas por acumulá-los nas raízes e folhas podendo crescer e se reproduzir normalmente quando em solo medianamente contaminado (ANGELOVA; BABRIKOV; IVANOV, 2009; ANTONIOUS et al., 2010), condição observada na população Lunardelli.

Entre os fatores que podem levar a elevadas concentrações de minerais em plantas estão a contaminação de solos por elevada fertilização e uso de pesticidas à base de metais (BAI, 2010). Embora as duas fazendas sejam adjacentes a grandes áreas destinadas à cultura da cana-de-açúcar, a contaminação pelo uso de fertilizantes pode não ser suficiente para explicar o excesso de minerais. Embora a fertilização das áreas ligadas à produção canavieira na região pudesse ser uma possibilidade para o acúmulo de metais e minerais no solo (SU, 2014; CHOPRA; PATHAK; PRASAD, 2009), provavelmente ocorreu biodegradação sucessiva do material orgânico foliar de seringueiras ao longo dos anos. Os seringais da população Muracoshi, por serem mais antigos, podem ter apresentado mais ciclos de deciduidade explicando maiores teores de alguns minerais, como cálcio comparado à população Lunardelli. O excesso de cálcio no solo, principalmente na população Muracoshi, poderia ser explicado pelo seu acúmulo na forma de sais de sulfato de cálcio, resultantes da cristalização de frações do soro do látex (RIPPEL et al., 2005), posteriormente integrado ao solo próximo às árvores. As seringueiras são conhecidas por apresentarem tolerância a minerais como o zinco (LI et al., 2014; PRASANNAKUMARI; JESSY, 2017), cobre (PRASANNAKUMARI; JESSY, 2017),

mercúrio (EKYASTUTI et al., 2016), chumbo e ferro (NWAICHI; OWUALA, 2018) e, portanto, com amplo potencial fitorremediador e de biomonitoramento de áreas poluídas com “metais pesados” (YUSOF; LATIF; YUSOFF, 2018). Neste aspecto, Yusof e colaboradores (2018) detectaram maior concentração de minerais nas folhas de seringueiras quando comparado ao caule, o que poderia explicar o seu acúmulo excessivo no solo devido à decomposição desse órgão em ambas as áreas estudadas.

Valores de saturação de bases superiores a 50% garantem solos férteis (RONQUIM, 2010) tendo sido mediano na população Muracoshi e elevado na Lunardelli e, portanto, favoráveis à culturas de pimenteiras. A CTC de 91 mmol/dm³ na população Muracoshi e de 66 mmol/dm³ na Lunardelli indica potencial diferença de disponibilidade de nutrientes para as plantas. A decomposição da matéria orgânica disponibiliza minerais, muitos deles cátions trocáveis, e portanto, a presença dessa matéria aumenta a CTC (RONQUIM, 2010). Assim a população Lunardelli, com menor matéria orgânica, apresentou também menor CTC e soma de bases, sugerindo que essa área teve menor concentração de minerais que a área Muracoshi. Portanto, as concentrações de minerais no solo na população Lunardelli sugerem possível tolerância das pimenteiras.

As duas populações estudadas foram atacadas por insetos galhadores com intensidades diferentes, sugerindo que o menor desempenho fotossintético da população da fazenda Muracoshi pode ter ocorrido por maior incidência de galhas.

Nas duas populações das pimenteiras o órgão com maior incidência de galhas foi o caule. Esses resultados são diferentes daqueles encontrados na literatura em que 75% das galhas estão presentes nas folhas em plantas de mata atlântica e cerrado (MAIA; SILVA, 2016; OLIVEIRA; MAIA, 2005; SILVA; ARAÚJO; SANTOS, 2015). O vigor da planta influencia o ataque dos insetos galhadores, que ocorre em órgãos com melhor condição nutricional e estrutural (YUKAWA, 2000), motivo pelo qual frequentemente se associam a tecidos condutores, comprometendo o desenvolvimento vegetal (BUTIGNOL; PEDROSA-MACEDO, 2003). A maior incidência de galhas nas populações da fazenda Muracoshi sugere como essas plantas estavam comprometidas fisiologicamente tendo em vista a sobrecarga de fatores adversos (excesso de minerais, déficit hídrico e inseto galhador).

Embora a maior parte dos voláteis de vegetais sejam terpenoides (POTT; OSORIO; VALLARINO, 2019), neste estudo foram encontrados aqueles pertencentes a outras classes

químicas como aldeídos e álcoois. Voláteis vegetais desempenham importante função na emissão de aromas atrativos aos polinizadores e dispersores ou ainda, na defesa, por agirem como repelentes ou toxinas contra herbívoros (POTT; OSORIO; VALLARINO, 2019). Voláteis identificados nas folhas neste estudo estão de acordo com aqueles encontrados em frutos de pimenteiras do gênero *Capsicum*, frequentemente associados aos seus aromas (RODRÍGUEZ-BURRUEZO et al., 2010; BOGUSZ JUNIOR et al., 2015b). O mapa de calor indica a existência de dois grupos representados pelas duas populações, embora existam claras variações individuais, indicando que a contribuição de cada planta para produção de carboidratos e substâncias de defesa pode envolver outras variáveis além das previstas neste estudo. A produção variável de substâncias de defesas e açúcares nas populações demonstra como a contribuição individual das pimenteiras ocorreu possivelmente devido a combinação das variações genotípicas e condições locais como luz, nutrientes no solo, pluviosidade e herbivoria. A maior parte dos voláteis foi produzida em concentrações semelhantes nas duas populações infestadas por inseto galhador. Entretanto, as condições ambientais mais desfavoráveis da população Muracoshi podem explicar maior ataque de insetos nas folhas e caules levando à uma resposta defensiva em que os voláteis heptanal e (*E*)-2-heptanal, ligados à defesa indireta (UEFUNE et al., 2012), contribuíram na proteção contra inseto galhador. Essas substâncias são liberadas em resposta a injúria como a própria herbivoria ou a liberação de voláteis entre órgãos ou indivíduos (DICKE, 1999). A presença de voláteis ligados à defesa indireta com atração de parasitoides predadores de seus herbívoros sugere que as pimenteiras dessa população possam apresentar essa defesa em complemento à defesa direta, com produção de substâncias tóxicas aos seus parasitas.

Respostas defensivas da planta contra injúrias e ação de patógenos, como fungos (BATE; ROTHSTEIN, 1998; SCALA et al., 2013), podem levar à síntese de hexanal e (*E*)-2-hexenal. O inseto galhador pode ter sido responsável por induzir síntese dessas substâncias em *Capsicum baccatum* var. *baccatum*, cujas porcentagens relativas não diferiram entre as populações uma vez que, a população Muracoshi foi a mais atacada. Derivados do ácido graxo linoleico, hexanal e (*E*)-2-hexenal estão associados biossinteticamente entre si pela rota da lipoxigenase (DUDAREVA et al., 2013).

Kunishima e colaboradores (2016) reportaram a produção de voláteis como (*E*)-2-hexenal com ação antibiótica e antifúngica produzidos após injúria em frutos de *Capsicum*

annuum. Essa substância pode ser utilizada para atrair parasitoides de *C. baccatum* var *baccatum* como o demonstrado por Moayeri e colaboradores (2007).

Nas duas populações, 2-etil-furano, substância abundante entre os voláteis foliares, também foi relatada em frutos de *Capsicum baccatum* var *pendulum* (BOGUSZ JUNIOR et al., 2015b). Este volátil nas folhas, derivado de rotas de degradação de glicídios ou terpenos, pode estar relacionado à fotossíntese ou à produção de substâncias com função repelente a insetos herbívoros (DE MARIA et al., 1999).

Plantas em condições adversas causadas por fatores bióticos ou abióticos podem emitir voláteis que induzem a produção de fatores de transcrição relacionados à defesa em plantas vizinhas (ERB, 2018; RICHTER et al., 2016; MARKOVIC et al., 2019). A população de pimenteiras Lunardelli, também sujeita a condições adversas, utilizou os voláteis como mecanismos de defesa que podem apresentar efeito sinérgico, que junto às alterações fotossintéticas podem ter contribuído com a sobrevivência das plantas, repelindo insetos galhadores ou atraindo parasitoides que controlam populações de galhadores.

Apesar de α -solanina ter sido descrita em folhas de *Solanum* (BIRCH et al., 2002) e ter sido relacionada com a defesa direta contra predadores e ação antimicrobiana (BÜYÜKGÜZEL et al., 2013; CHOWAŃSKI et al., 2016), este é o primeiro estudo que confirma a sua presença neste órgão em *Capsicum*. Sua presença em plantas de ambas as áreas sugere que ela esteja atuando com funções defensivas ligadas à prevenção da herbivoria pelo inseto galhador ou ação antibacteriana e antifúngica (COSTA; GAUGLER, 1989; BÜYÜKGÜZEL et al., 2013; CHOWAŃSKI et al., 2016), devido às galhas abandonadas pelo inseto já adulto serem potencialmente tecidos sujeitos à infecção.

Uma vez que a população Muracoshi foi mais intensamente galhada poderia se esperar que a produção de α -solanina fosse maior nessa população que na Lunardelli embora essa relação não tenha sido encontrada. Esse fato provavelmente ocorreu porque os glicoalcaloides não são móveis sendo produzidos apenas nos órgãos em que atuam (HLYWKA et al., 1994; ELTAYEB; AL-SINANI; KHAN, 2003) e as maiores diferenças de incidência de galhas não foram entre folhas mas entre caules de *C. baccatum* var. *baccatum*. Como este estudo foi desenvolvido com folhas que foram pouco afetadas comparativamente ao caule, a concentração semelhante de α -solanina entre populações provavelmente reflete baixa incidência de insetos predadores na folha, nas duas populações.

Outro ponto a se considerar para semelhança das concentrações de α -solanina entre áreas é que a resposta defensiva pela produção de glicoalcaloides é espécie-específica (DAO; FRIEDMAN, 1992). Portanto, a ação de α -solanina pode variar conforme o inimigo uma vez que essa planta sofre a ação de múltiplas pragas.

A concentração de amido no ovário tende a ser alta durante o desenvolvimento da flor em *Capsicum* (ALONI et al., 1996) e a maioria das plantas nas duas populações estavam na fase reprodutiva. Assim, as concentrações de amido em pimenteiras Cumari podem ter sido decorrentes das demandas e gastos com energia da fase de vida, além de déficit hídrico, ataque de predadores e excesso de minerais no solo.

Plantas sob estresse hídrico frequentemente acumulam açúcares como trialose, sacarose, rafinose (DINAKAR; DJILIANOV; BARTELS, 2012), frutose (DING; WANG, 2018) e glicose (SILVA et al., 2012). Isso poderia explicar uma condição favorável para as plantas da população Lunardelli, que apresentaram elevadas concentrações de arabinose, glicose e frutose.

A função defensiva de alguns desses carboidratos está consolidada, o que poderia explicar as altas concentrações de trialose nas pimenteiras na população Muracoshi, contribuindo com mecanismos de defesa contra os fatores adversos pelos quais estavam passando. A trialose é um dissacarídeo amplamente difundido em plantas e sua ação como reserva energética, substância antioxidante e preventiva do estresse salino, fator de sinalização e defesa contra parasitas é relatada, sendo frequentemente encontrada em baixas concentrações (GARG et al., 2002). Embora esse carboidrato tenha sido encontrado em concentrações mais altas, as condições na população Muracoshi eram tão desfavoráveis no final da estação seca que levaram as plantas à morte.

Maior excesso de minerais, déficit de água e ataque de insetos galhadores na população Muracoshi podem ter sido cruciais para influenciar o metabolismo dos carboidratos no estágio final da vida das pimenteiras. Por ser um arbusto perene, pode-se argumentar que sua morte foi causada pelo fim de seu ciclo de vida. No entanto, plantas desse gênero têm sido descritas como capazes de viver por uma década ou mais em condições tropicais em seu hábitat natural (BOSLAND, 1996). Portanto, é provável que as pimenteiras da população Muracoshi morreram devido a condições ambientais adversas e não por atingirem o final de seu ciclo de vida.

CONCLUSÃO

O desempenho fotossintético e voláteis foliares das duas populações de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* se relacionaram com a intensidade de galhas e disponibilidade de água e minerais no solo. Heptanal e (*E*)-2-heptanal, triose e α -solanina são indicativos de defesa de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, R. P. ET AL. Identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectrometry. Carol Stream, IL: Allured publishing corporation,. 2017.
- ADLER, L.S.; KARBAN, R.; STRAUSS, S. Y. Direct and indirect effects of alkaloids on plant fitness via herbivory and pollination. **Ecology**, v. 82, n. 7, p. 2032–2044, 2001.
- AHARONI, A.; GALILI, G. Metabolic engineering of the plant primary-secondary metabolism interface. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 22, n. 2, p. 239–244, 2011.
- ALONI, B. et al. Changes of carbohydrates in pepper (*Capsicum annuum* L.) flowers in relation to their abscission under different shading regimes. **Annals of Botany**, v. 78, n. 2, p. 163–168, 1996.
- ANGELOVA, V. R.; BABRIKOV, T. D.; IVANOV, K. I. Bioaccumulation and distribution of lead, zinc, and cadmium in crops of Solanaceae family. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, 2009.
- ANTONIOUS, G. F. et al. Screening *Capsicum chinense* fruits for heavy metals bioaccumulation. **Journal of environmental science and health. Part. B, Pesticides, food contaminants, and agricultural wastes**, 2010.
- APPENROTH, K.-J. Soil Heavy Metals. **Crossroads**, v. 19, n. 1m, p. 1–18, 2010.
- BARTWAL, A. et al. Role of Secondary Metabolites and Brassinosteroids in Plant Defense Against Environmental Stresses. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 32, n. 1, p. 216–232, 2013.
- BATE, N. J.; ROTHSTEIN, S. J. C6-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defense-related genes. **Plant Journal**, 1998.
- BERGER, S.; SINHA, A. K.; ROITSCH, T. Plant physiology meets phytopathology: Plant primary metabolism and plant-pathogen interactions. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 15–16, p. 4019–4026, 2007.
- BIRCH, A. E. et al. The effect of genetic transformations for pest resistance on foliar solanidine-based glycoalkaloids of potato (*Solanum tuberosum*). **Annals of Applied Biology**, v. 140, n. 2, p. 143–149, abr. 2002.

BOGUSZ JUNIOR, S. et al. Analysis of the volatile compounds of Brazilian chilli peppers (*Capsicum* spp.) at two stages of maturity by solid phase micro-extraction and gas chromatography-mass spectrometry. **Food Research International**, v. 48, n. 1, p. 98–107, 2012a.

BOGUSZ JUNIOR, S. et al. Analysis of volatile compounds in *Capsicum* spp. by headspace solid-phase microextraction and GC × GC-TOFMS. **Analytical Methods**, 2015b.

BOLTON, M. D. Primary Metabolism and Plant Defense — Fuel for the Fire. v. 22, n. 5, p. 487–497, 2009.

BOSLAND, P. W. Capsicums: Innovative uses of an ancient crop. Progress in new crops. **ASHS Press**, p. 479–487, 1996.

BRYANT, J. P. et al. Carbon / Nutrient Balance of Boreal Plants in Relation to Vertebrate Herbivory Author (s): John P . Bryant , F . Stuart Chapin , III and David R . Klein Latitudes . Proceedings of a Symposium Held 14-18 September , 1981 , at Kevo , Finland Published by . v. 40, n. 3, p. 357–368, 1983.

BUTIGNOL, C. A.; PEDROSA-MACEDO, J. H. Biologia de *Neotrioza tavaresi* Crawford, 1925 (Hemiptera, Psyllidae), galhador da folha do araçazeiro (*Psidium cattleianum*). **Revista Brasileira de Entomologia**, 2003.

BÜYÜKGÜZEL, E. et al. THE INFLUENCE OF DIETARY α -SOLANINE ON THE WAXMOTH *Galleria mellonella* L. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, v. 83, n. 1, p. 15–24, maio 2013.

CARVALHO, S. I. C. DE et al. Pimentas do gênero *Capsicum* no Brasil. **Embrapa Hortaliças**, p. 27, 2006.

CHOPRA, A. K.; PATHAK, C.; PRASAD, G. Scenario of heavy metal contamination in agricultural soil and its management. **Journal of Applied and Natural Science**, v. 1, n. 1, p. 99–108, 2009.

CHOWAŃSKI, S. et al. A review of bioinsecticidal activity of Solanaceae alkaloids. **Toxins**, v. 8, n. 3, p. 1–28, 2016.

COSTA, S. D.; GAUGLER, R. R. Sensitivity of *Beauveria bassiana* to solanine and tomatine - Plant defensive chemicals inhibit an insect pathogen. **Journal of Chemical Ecology**, v. 15, n. 2, p. 697–706, 1989.

DA SILVA, F. G. et al. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of eggplant grown under different irrigation depths. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 19, n. 10, p. 946–952, 2015.

DA SILVA, R. et al. Defesa de plantas contra o ataque de fitopatógenos. **Embrapa Agrobiologia - Documentos (INFOTECA-E)**, p. 250, 2008.

DAO, L.; FRIEDMAN, M. Chlorogenic Acid Content of Fresh and Processed Potatoes Determined by Ultraviolet Spectrophotometry. **Journal of Agricultural and Food**

Chemistry, 1992.

DAO, L.; FRIEDMAN, M. Comparison of Glycoalkaloid Content of Fresh and Freeze-Dried Potato Leaves Determined by HPLC and Colorimetry. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 44, n. 8, p. 2287–2291, 1996.

DE MARIA, CARLOS ALBERTO BASTOS; MOREIRA, RICARDO FELIPE ALVES; TRUGO, L. C. . Componentes voláteis do café torrado. Parte I: compostos heterocíclicos. **Química nova**, v. 22, n. 2, p. 209–217, 1999.

DHIR, B.; SRIVASTAVA, S. Heavy metal tolerance in metal hyperaccumulator plant, *Salvinia natans*. **Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology**, 2013.

DICKE, M. **Evolution of induced indirect defense of plants**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1999.

DING, F.; WANG, R. Amelioration of postharvest chilling stress by trehalose in pepper. **Scientia Horticulturae**, v. 232, n. September 2017, p. 52–56, 2018.

DUDAREVA, N. et al. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. **New Phytologist**, v. 198, n. 1, p. 16–32, 2013.

EKYASTUTI, W. et al. Mitigation of mercury contamination through the acceleration of vegetation succession. **Biodiversitas**, 2016.

ELSHEERY, N. I.; CAO, K. F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 30, n. 6, p. 769–777, 2008.

ELTAYEB, E. A.; AL-SINANI, S. S.; KHAN, I. A. Determination of the glycoalkaloids α -solanine and α -chaconine levels in 18 varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.) grown in Oman. **Potato Research**, 2003.

ERB, M. **Volatiles as inducers and suppressors of plant defense and immunity — origins, specificity, perception and signaling** *Current Opinion in Plant Biology*, 2018.

ERICKSON, A. N.; MARKHART, A. H. Flower production, fruit set, and physiology of bell pepper during elevated temperature and vapor pressure deficit. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 126, n. 6, p. 697–702, 2001.

FLORENTINE, S. K.; RAMAN, A.; DHILEEPAN, K. Effects of gall induction by *Epiblema strenuana* on gas exchange, nutrients, and energetics in *Parthenium hysterophorus*. **BioControl**, v. 50, n. 5, p. 787–801, 2005.

GARCIA, I. S. et al. Changes in soluble carbohydrates during storage of *Caesalpinia echinata* LAM. (Brazilwood) seeds, an endangered leguminous tree from the Brazilian Atlantic Forest. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2b, p. 739–745, maio 2006.

GARG, A. K. et al. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United**

States of America, v. 99, n. 25, p. 15898–15903, 2002.

GAYLER, S. et al. A dynamical model of environmental effects on allocation to carbon-based secondary compounds in juvenile trees. **Annals of Botany**, v. 101, n. 8, p. 1089–1098, 2008.

GENTY, BERNARD; BRIANTAIS, JEAN-MARIE; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects**, v. v. 990, n. n. 1, p. 87–92, 1989.

GHANEM, M. E. et al. Seasonal and climatic variation of weighted VPD for transpiration estimation. **European Journal of Agronomy**, v. 113, n. October 2019, p. 125966, 2020.

GORBE, E.; CALATAYUD, A. Applications of chlorophyll fluorescence imaging technique in horticultural research: A review. **Scientia Horticulturae**, v. 138, p. 24–35, 2012.

GUILLEN, N. G.; TITO, R.; MENDOZA, N. G. Capsaicinoids and pungency in capsicum Chinense and capsicum baccatum fruits. **Pesquisa Agropecuaria Tropical**, 2018.

HAMILTON, J. G. et al. The carbon-nutrient balance hypothesis: Its rise and fall. **Ecology Letters**, v. 4, n. 1, p. 86–95, 2001.

HLYWKA, J. J. et al. Effects of Insect Damage on Glycoalkaloid Content in Potatoes (*Solanum tuberosum*). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 1994.

KAPLAN, I. et al. Physiological integration of roots and shoots in plant defense strategies links above- and belowground herbivory. **Ecology Letters**, v. 11, n. 8, p. 841–851, 2008.

KITAJIMA, M. B. W. L.; BUTLER, W. L. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, v. 376, n. 1, p. 105–115, 1975.

KLEIN, V. A.; REICHERT, J. M.; REINERT, D. J. Água disponível em um Latossolo Vermelho argiloso e murcha fisiológica de culturas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 10, n. 3, p. 646–650, 2006.

KMIEĆ, K. et al. The effect of galling aphids feeding on photosynthesis photochemistry of elm trees (*Ulmus* sp.). **Photosynthetica**, v. 56, n. 4, p. 989–997, 2018.

KOTTEK, M. et al. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 15, n. 3, p. 259–263, 2006.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 1991.

KUNISHIMA, M. et al. Identification of (Z)-3:(E)-2-Hexenal isomerases essential to the production of the leaf aldehyde in plants. **Journal of Biological Chemistry**, v. 291, n. 27, p. 14023–14033, 2016.

LI, Q. S. et al. Toxic effects of heavy metals and their accumulation in vegetables grown in a saline soil. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 73, n. 1, p. 84–88, 2010.

- MAIA, V. C.; SILVA, L. O. Galhas de insetos da Restinga de Marambaia (Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro, RJ). **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 3, p. 787–795, 2016.
- MARKOVIC, D. et al. Airborne signals synchronize the defenses of neighboring plants in response to touch. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 2, p. 691–700, 7 jan. 2019.
- MEYER, J. ET AL. **Plant galls and gall inducers. Gebrüder Borntraeger**. [s.l: s.n.].
- MOAYERI, H. R. S. et al. **Erratum: Olfactory response of a predatory mirid to herbivore induced plant volatiles: Multiple herbivory vs. single herbivory (Journal of Applied Entomology (2007) 131, (326-332))** *Journal of Applied Entomology*, 2007.
- MORRIS, D. L. Quantitative Determination of Carbohydrates with Dreywood 's Anthrone Reagent. **Science**, v. 80, n. 107, p. 254–255, 1948.
- MOURA, A. et al. Avanços recentes na química dos aminoaçúcares: ocorrência, biossíntese, síntese e aplicação. **Química Nova**, 2019.
- MURCHIE, E. H.; LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 13, p. 3983–3998, 2013.
- NEILSON, E. H. et al. Plant chemical defense: At what cost? **Trends in Plant Science**, v. 18, n. 5, p. 250–258, 2013.
- NWAICHI, E. O.; OWUALA, F. N. Community level physiological profiling in a first generation phytoremediation experiment. **Indian Journal of Experimental Biology**, 2018.
- OKUNLOLA, G. O. et al. Physiological response of the three most cultivated pepper species (*Capsicum* spp.) in Africa to drought stress imposed at three stages of growth and development. **Scientia Horticulturae**, v. 224, n. October 2016, p. 198–205, 2017.
- OLIVEIRA, J. C. DE; MAIA, V. C. Ocorrência E Caracterização De Galhas De Insetos. **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, v. 63, n. 4, p. 669–675, 2005.
- PÉREZ-URRIA CARRIL, E.; ÁVALOS GARCÍA, A. Metabolismo secundario de plantas. **REDUCA**, 2009.
- PIOTROWSKI, M. Primary or secondary? Versatile nitrilases in plant metabolism. **Phytochemistry**, v. 69, n. 15, p. 2655–2667, 2008.
- POTT, D. M.; OSORIO, S.; VALLARINO, J. G. From central to specialized metabolism: An overview of some secondary compounds derived from the primary metabolism for their role in conferring nutritional and organoleptic characteristics to fruit. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, n. June, 2019.
- RICHTER, A. et al. Characterization of biosynthetic pathways for the production of the volatile. **Plant Cell Advance Publication. Published on**, 2016.
- RIEDLMEIER, M. et al. Monoterpenes support systemic acquired resistance within and between plants. **Plant Cell**, v. 29, n. 6, p. 1440–1459, 2017.

RIPPEL, M. M. et al. Formation of calcium crystallites in dry natural rubber particles. **Journal of Colloid and Interface Science**, 2005.

RODRIGUES, H. J. B. et al. Variabilidade sazonal da condutância estomática em um ecossistema de manguezal amazônico e suas relações com variáveis meteorológicas. **Revista Brasileira de Meteorologia**, 2011b.

RODRÍGUEZ-BURRUEZO, A. et al. Variation for bioactive compounds in ají (*capsicum baccatum* L.) and rocoto (*c. pubescens* R. & p.) and implications for breeding. **Euphytica**, 2009.

RODRÍGUEZ-BURRUEZO, A. et al. HS-SPME comparative analysis of genotypic diversity in the volatile fraction and aroma-contributing compounds of capsicum fruits from the *annuum* ? *chinense* ? *Frutescens* complex. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 2010.

ROJAS, C. M. et al. Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, n. FEB, p. 1–12, 2014.

RONQUIM, C. C. Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais. **Embrapa Territorial-Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento (INFOTECA-E)**, 2010.

SAGWAN, S.; RAO, D. V.; SHARMA, R. A. Biochemical estimation of primary metabolites from *Pongamia pinnata* (L.): An important biodiesel plant. **International Journal of Pharmaceutical Sciences Review and Research**, v. 5, n. 1, p. 146–149, 2010.

SCALA, A. et al. Green leaf volatiles: A plant's multifunctional weapon against herbivores and pathogens. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 14, n. 9, p. 17781–17811, 2013.

SCHREIBER, U.; SCHLIWA, U.; BILGER, W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. **Photosynthesis Research**, 1986.

SCHWACHTJE, J.; BALDWIN, I. T. Why does herbivore attack reconfigure primary metabolism? **Plant Physiology**, v. 146, n. 3, p. 845–851, 2008.

SHABALA, S. et al. Root-to-shoot signalling: Integration of diverse molecules, pathways and functions. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 2, p. 87–104, 2016.

SHESHADRI, S. A.; NISHANTH, M. J.; SIMON, B. Stress-mediated cis-element transcription factor interactions interconnecting primary and specialized metabolism in planta. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. NOVEMBER2016, p. 1–23, 2016.

SILVA, E. N. et al. Coordinate changes in photosynthesis, sugar accumulation and antioxidative enzymes improve the performance of *Jatropha curcas* plants under drought stress. **Biomass and Bioenergy**, v. 45, p. 270–279, 2012.

SILVA, T. M.; ARAÚJO, W. S. DE; SANTOS, B. B. DOS. Ocorrência e caracterização de galhas de insetos em um fragmento de mata semicaducifolia do Câmpus Samambaia. **Rev.**

Biol. Neotrop., v. 12, n. 1, p. 26–38, 2015.

SINGH, S. K.; RAJA REDDY, K. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.) under drought. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 105, n. 1, p. 40–50, 2011.

SMART, R. E.; BINGHAM, G. E. Rapid Estimates of Relative Water Content. **Plant Physiology**, v. 53, n. 2, p. 258–260, 1974.

SU, C. A review on heavy metal contamination in the soil worldwide: Situation, impact and remediation techniques. **Environmental Skeptics and Critics**, v. 3, n. 2, p. 24, 2014.

TAYLOR, A.; SASSER, J. Biology, Identification and Control of Root-knot Nematodes (Meloidogyne species) Raleigh. NC: **United States Agency for International ...**, p. 111, 1978.

UEFUNE, M. et al. Application of synthetic herbivore-induced plant volatiles causes increased parasitism of herbivores in the field. **Journal of Applied Entomology**, 2012.

VAN DEN DOOL, H.; DEC. KRATZ, P. A generalization of the retention index system including linear temperature programmed gas-liquid partition chromatography. **Journal of Chromatography A**, 1963.

WEATHERLEY, P. E. Studies in the water relations of the cotton plant: The field measurement of water deficits in leaves. **The New Phytologist**, v. 49, n. 1, p. 81–97, 1949.

XU, S. et al. Metabolomics analysis reveals potential mechanisms of tolerance to excess molybdenum in soybean seedlings. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, 2018.

YADAV, S. K. Heavy metals toxicity in plants: An overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. **South African Journal of Botany**, v. 76, n. 2, p. 167–179, 2010.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochem Journal**, v. 57, n. 3, p. 508–514, 1954.

YUKAWA, J. Synchronization of galls with host plant phenology. **Population Ecology**, v. 42, n. 2, p. 105–113, 2000.

YUSOF, M. J. M.; LATIF, M. T.; YUSOFF, S. F. M. **Heavy metals phytoremediation potential of Hevea brasiliensis in Bentong, Malaysia**. AIP Conference Proceedings. **Anais...**2018

ZHOU, S. et al. Alteration of plant primary metabolism in response to insect herbivory. **Plant Physiology**, v. 169, n. 3, p. 1488–1498, 2015.

CAPÍTULO II

FENOLOGIA E PERFIL FITOQUÍMICO DE PIMENTEIRAS CUMARI (*Capsicum baccatum* var. *baccatum*) GALHADAS E NÃO-GALHADAS

RESUMO

A produção de uma variedade de metabólitos como compostos nitrogenados, terpenos e compostos fenólicos é esperada em plantas que estão sujeitas a bactérias, vírus, fungos e herbívoros. Este trabalho objetivou investigar a relação entre a ação de inseto galhador, produção de voláteis, α -solanina, carboidratos, massa seca total, fenologia vegetativa e reprodutiva de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*. Um total de 20 plantas foram avaliadas, das quais 12 estavam galhadas e 8 não galhadas. Dados de pluviosidade, temperatura locais e composição química do solo foram avaliados e caracterizaram a condição ambiental da região. Foram analisados o perfil de voláteis foliares, presença de α -solanina, carboidratos e massa seca total, fenologia vegetativa e reprodutiva e taxa de conversão de fruto. As variações de temperatura foram menores que as de pluviosidade e o solo apresentou pH ácido, taxas elevadas de elementos como cálcio, magnésio, cobalto, ferro, manganês e zinco. Entre as classes de voláteis foliares detectadas se encontram aldeídos, cetonas, furanos, monoterpenos e sesquiterpenos. Os voláteis mais abundantes em plantas galhadas e não galhadas foram hexanal, (*E*)-2-hexenal e 2-etil furano. Açúcares solúveis diferiram enquanto amido, açúcares totais e α -solanina não diferiram entre os grupos de plantas. Similarmente, a massa seca de folhas, caule, raiz e frutos não variou entre plantas galhadas e não galhadas, sugerindo que essa alocação de energia para assimilação de carbono também não foi afetada e é mais limitada pela intensidade da incidência do inseto galhador. A fenologia vegetativa e reprodutiva foi paralela principalmente à pluviosidade, indicando que a disponibilidade hídrica pode ser um fator

limitante para o crescimento e reprodução dessa planta ao longo do ano. Apesar da queda na pluviosidade em 2019 as taxas de conversão de frutos entre anos foram similares, indicando provável direcionamento e alocação de energia da planta para a reprodução, ainda que sob a influência de fatores adversos. Não houve relação encontrada entre taxa de conversão de frutos e a incidência de galhas em *Capsicum baccatum* var. *baccatum* em 2018 e 2019, sugerindo que esta pimenteira direcionou sua energia provavelmente para produzir voláteis defensivos e α -solanina em presença ou ausência de ataque por insetos galhadores. Essas substâncias podem servir como defesa para as pimenteiras não galhadas no sentido de repelir os insetos e deposição subsequente de seus ovos. A intensidade do ataque e não apenas a ação galhadora pode ser mais importante para desencadear resposta defensiva ampla a partir do glicoalcalóide α -solanina e voláteis de defesa. A pimenteira *C. baccatum* var. *baccatum* está sujeita a condições ambientais adversas pela ação antrópica e o solo da área estudada demonstra isso devido aos altos níveis de minerais e metais pesados. Sugere-se que essa espécie apresenta algum grau de tolerância ao excesso desses elementos pois cresce e se reproduz em locais com níveis de minerais e metais pesados inadequados para plantas de ciclo de vida similar. A fenologia demonstra que essa planta possa ser sub-anual, o que pode favorecer o seu manejo tanto no cultivo de seus frutos quanto para compreender o seu ciclo de dispersão. Este é o primeiro estudo que associa aspectos da produção de compostos especializados à fenologia de *C. baccatum* var. *baccatum*.

PALAVRAS-CHAVE: defesa da pimenta Cumari; inseto galhador; voláteis de defesa; Solanaceae.

INTRODUÇÃO

Herbívoros têm efeitos distintos sobre a sobrevivência das plantas, podendo levar a aumento de diversidade local da comunidade ou induzir à morte do indivíduo (GUREVITCH, 2002) além de exercer importante pressão seletiva sobre a evolução das defesas vegetais (MARQUIS, 1984). A planta pode apresentar mecanismos de defesa constitutivas, quando sua própria estrutura é adaptada para defesa como espinhos e partes lignificadas, e induzida, quando uma cascata de reações químicas é acionada para produção de substâncias tóxicas após uma dada injúria (FREEMAN, 2008). Em geral, a estratégia de defesa constitutiva não é tão comum quanto a induzida porque seus benefícios superam seus custos, especialmente quando a planta não se encontra sob ataque de patógenos (BOLTON, 2009).

Entre as formas de defesa induzida estão a direta, cujas respostas defensivas são dadas por substâncias produzidas de forma direcional contra um dado herbívoro ou patógeno, e indireta, quando a ação de compostos específicos de defesa não é adequada para evitar a ação da praga levando as plantas liberarem compostos voláteis que atraem inimigos naturais dos seus herbívoros (DICKE, 1999; KANT et al., 2004; ALJBORY; CHEN, 2018).

A variação nas concentrações de metabólitos secundários pode promover a resistência a inimigos naturais das plantas como bactérias, vírus, fungos, insetos e herbívoros (RIEDLMEIER et al., 2017; DEY, 2016). Muitas plantas podem reconhecer a diferença entre injúria comum não patogênica e herbivoria por insetos, contando com sistemas de controle contra microrganismos altamente específicos (FREEMAN, 2008), podendo produzir uma variedade de metabólitos especializados como compostos nitrogenados, terpenos e compostos fenólicos (DEY, 2016).

Segundo Coley e colaboradores (1985), pode-se enquadrar as defesas diretas em qualitativas e quantitativas, sendo que a primeira envolve maior investimento em menores concentrações de substâncias tóxicas a herbívoros, como os alcaloides, enquanto a segunda envolve menor investimento energético em maiores concentrações de substâncias de efeito repelente aos herbívoros e outras pragas, a exemplo dos terpenos e compostos fenólicos (DEY, 2016; STAMP, 2003).

A produção de voláteis como terpenos e outras classes de substâncias (aldeídos, ésteres e álcoois), está diretamente relacionada a defesa da planta, através de uma toxicidade generalizada, com receptores específicos para atrair parasitoides (MOORE et al., 2014), indução de mecanismos anti-herbivoria, comunicação entre indivíduos (WINK, 1988; BERAN et al., 2019). Também, quando sujeitos à voláteis de plantas vizinhas previamente atacadas por herbívoros, é possível promover as defesas químicas, criando assim uma rede de comunicação defensiva entre indivíduos próximos (SUGIMOTO, 2014), demonstrando o quão complexas podem ser as respostas fisiológicas das plantas à herbivoria ou outras injúrias causadas por seus inimigos naturais.

Frequentemente, pode haver a produção de uma mistura de compostos voláteis e não apenas de uma substância única e isolada para promover a ampliação de sua ação defensiva através do efeito sinérgico (WITTSTOCK; GERSHENZON, 2002; CHOUDHARY et al., 2008). Assim, a planta frequentemente produz um conjunto de substâncias voláteis para atuar

na defesa direta contra seus inimigos naturais, ainda que sua produção possa variar temporal e quantitativamente (KAPLAN, 2012).

Entre as estratégias de defesa da planta contra herbívoros as mudanças fenológicas estão entre as mais influentes e menos estudadas e, portanto, um dos principais mecanismos de tolerância à herbivoria (TIFFIN, PETER; INOUE, 2000). A relação herbívoro-planta frequentemente envolve a infestação de insetos predadores e parasitas como resposta à variação dos estágios fenológicos da planta em fases vegetativa e de floração inicial, indicando que a fenologia pode afetar a fisiologia da planta (COSS-ROMERO; PEÑA, 1998). De fato, os estágios fenológicos podem afetar a oviposição, desenvolvimento larval e sobrevivência de adultos herbívoros (MOPPER, 2005), seu comportamento e de parasitas vegetais (RODRIGUES et al., 2011).

Diversos fatores podem influenciar os processos fenológicos como concentração de CO₂, disponibilidade de água (PÉREZ-GUTIÉRREZ et al., 2017), nitrogênio (ZHANG et al., 2010; PENUELAS; BIEL; ESTIARTE, 1995; JAIMEZ et al., 2000) e a herbivoria (AIDE, 1993; LEMOINE et al., 2017).

Ainda que a pimenteira Cumari seja investigada em relação a seu uso terapêutico e produtividade, estudos que explorem o aspecto de sua conservação, fenologia e mecanismos de defesa são escassos. Este trabalho objetivou investigar a relação entre a ação de inseto galhador, produção de voláteis, α - solanina, carboidratos, massa seca total, fenologia vegetativa e reprodutiva de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*.

MATERIAIS E MÉTODOS

Este estudo foi desenvolvido em um seringal do noroeste Paulista, sob o qual se encontram as pimenteiras Cumari (*C. baccatum* var. *baccatum*), na fazenda Lunardelli, próxima ao município de Valparaíso-SP-Brasil (coordenadas 21°21'14'S', 51°02'19'W), em novembro de 2019. Deve ser destacado que apesar do estudo ter sido realizado na mesma área do capítulo anterior os indivíduos avaliados foram diferentes. As seringueiras (*Hevea brasiliensis*) apresentavam 4 a 6 metros de altura e o solo latossolo vermelho. No município a altitude é de 449 m, com temperatura média anual igual a 24 ° C e pluviosidade média de 1168 mm. O clima é considerado quente e úmido (Aw) segundo a classificação de Köppen e Geiger (KOTTEK et al., 2006).

Foram selecionadas aleatoriamente, marcadas e numeradas com placas de plástico, 20 pimenteiras das quais 8 se encontravam sem galhas e 12 com galhas causadas por inseto não identificado. Entretanto, amostras de ovos eclodidos, larvas e o adulto coletado de amostras das galhas íntegras, restos de asas, bem como marca de saída do tecido galhado foram encaminhadas especialista do laboratório de fitopatologia das Faculdades de Ciências Agrônômicas (FCA), Câmpus Lageado- UNESP, Botucatu, e consultor particular em relação às evidências como lojas abandonadas e formato da galha. Ambos, concordam que são provavelmente insetos pertencentes à ordem Diptera, família Cecidomyiidae, já descritas como causadoras de galhas em folhas (GOLDSMITH, 2001; KUMAR; ASOKAN, 2010) e ramos (COELHO et al., 2014) de pimenteiras do gênero *Capsicum*.

Temperatura, pluviosidade e composição química do solo

Temperatura e pluviosidade foram coletadas do banco de dados do Centro integrado de informações agrometereológicas (CIIAGRO) para a região de Valparaíso, SP (Figura 1).

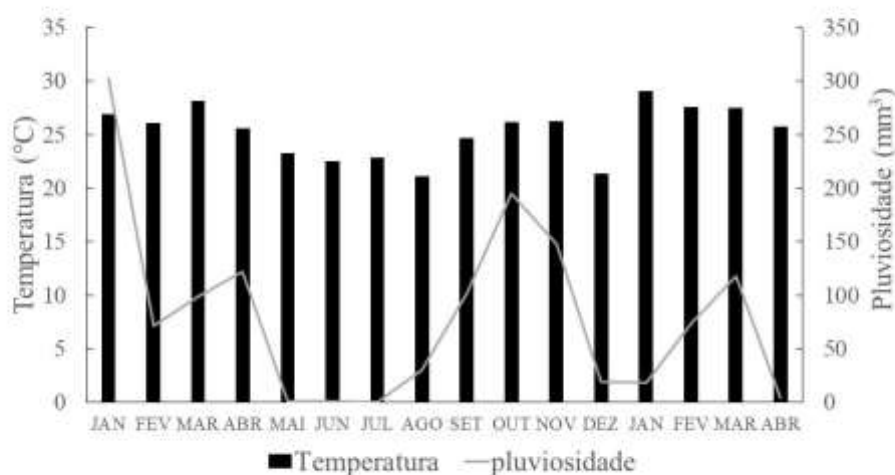


Figura 1. Temperatura e pluviosidade entre janeiro de 2018 a abril de 2019.

Para avaliar as características químicas do solo foram sorteados dez pontos em cada área, os quais foram em seguida incorporados em uma amostra única. Após homogeneização, as amostras foram secas a 30°C em estufa por 24 horas, peneiradas e avaliadas. As características químicas do solo das duas áreas foram avaliadas (Tabela 1).

Tabela 1. Composição química do solo da Fazenda Lunardelli onde foi estudada uma população de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*.

pH	M.O.	P _{resina}	SB	CTC	V%	Al ³⁺	H+Al	K	Ca	Mg	Na	S	B	Cu	Fe	Mn	Zn
CaCl ₂	g/dm ³	mg/dm ³					-----mmolc/dm ³ -----					-----mg/dm ³ -----					
5,2	25	12	51	66	78	0	15	1,9	38	11	-	-	0,36	1	35	14,7	6,4

*Valores de referência em Anexo 2

Perfil de voláteis foliares

A coleta do material foliar ocorreu entre 7:00-17:00 h. Após secagem em temperatura ambiente as amostras foram avaliadas no Departamento de Fitoquímica do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC). A captura de voláteis foi feita pelo método de micro-extração em fase sólida em modo headspace (HS-SPME) utilizando-se 75 µm of carboxen/polydimethylsiloxane CAR/PDMS com manual do usuário (SUPELCO).

Folhas (50mg de massa seca) foram acondicionadas em frasco de vidro (10 ml) com água destilada (5 ml) o qual foi em seguida selado. A solução foi aquecida em banho-maria a 90°C durante uma hora. Após esse período, a fibra foi introduzida no vial, exposta ao *headspace* para a captura dos voláteis durante 15 minutos. Os voláteis foram imediatamente dessorvidos em 220 °C, separados e detectados usando cromatógrafo acoplado a espectrômetro de massas (CG-EM-Shimadzu, QP-5000).

A composição química dos voláteis foliares foi obtida por cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas (CG-EM-Shimadzu, QP-5000), com impacto de elétrons (70 eV); detector a 230 ° C, dotado de coluna capilar de sílica fundida DB-5 (30 m x 0,25 mm x 0,25 µm) e gás de arraste Hélio (fluxo 1,0 mL min⁻¹), utilizando um programa de temperatura de 35° C a 200° C, 3°C/min; 200°C – 240°C, 15°C/min, splitless.

Para identificação dos voláteis, os espectros de massa gerados para cada uma das 30 amostras (15 da população Lunardelli e 15 da população Muracoshi) foram comparados aos do banco de dados do sistema CG-EM (Nist. 62 Libr.) e o índice de retenção calculado (IR) foi determinado, comparando-os com a literatura (ADAMS, 2017). Para obter o IR das substâncias, uma mistura de *n*-alcanos (C₈-C₂₄; Sigma Aldrich 99%) foi analisada nas mesmas condições

operacionais das amostras, e a equação de Van den Dool e Kratz foi usada (VAN DEN DOOL; KRATZ, 1963).

$$IR: 100 \times N \times (tR_{\text{subst}} - tR_{\text{hid ant}} / tR_{\text{hid post}} - tR_{\text{hid ant}}) + 100 \times C_{\text{ant}}$$

N: número de átomos de carbono do n-alceno

tR_{subst} : tempo de retenção da substância

$tR_{\text{hid ant}}$: tempo de retenção do hidrocarboneto anterior

$tR_{\text{hid post}}$: tempo de retenção do hidrocarboneto posterior

C_{ant} : número de carbonos do hidrocarboneto anterior.

Fenologia e conversão de frutos em pimenteiras Cumari

A fenologia foliar e reprodutiva de 20 pimenteiras foi avaliada sendo considerados indivíduos adultos reprodutivamente maduros. Todas as plantas foram mapeadas na área para facilitar a amostragem ao longo do período estudado. Nem todas as pimenteiras avaliadas em sua fenologia foram utilizadas para as avaliações de produção de α -solanina, voláteis, carboidratos e massa seca porque muitos indivíduos foram amostrados anteriormente e após a coleta de material foliar. Em novembro, época de amostragem, algumas dessas plantas não apresentavam folhas suficientes, o que impôs coleta de material de outros indivíduos próximos e nas mesmas condições daqueles que participaram da avaliação da fenologia.

Todas as 20 plantas selecionadas para a análise fenológica tiveram suas frequências individuais das fenofases acompanhadas mensalmente por um ano (Março de 2018 a Abril de 2019) por meio do índice de Fournier (1974) que categoriza as fenofases de acordo com a capacidade máxima das copas da planta em produzir, folhas, flores ou frutos. Assim, a categoria 1= 0-25%, 2=26-50%, 3=51-75% e 4=76-100% da fenofase. A cada mês se fez a soma dos valores de intensidade obtidos para todos os indivíduos, dividindo ao final pelo produto do número de indivíduos e quatro (valor máximo de fenofase). Após isso o valor é multiplicado por 100 para converter em porcentagem para descrever a fenofases mensais da população (BENCKE; MORELLATO, 2002), como segue:

$$(\sum ni) / 4 \times N \times 100 \text{ sendo,}$$

$\sum n_i$ = somatório de uma dada fenofase dos indivíduos avaliada mensalmente

4= número total dos níveis de intensidade para uma dada fenofase

N= número total de indivíduos amostrados

Para avaliar a taxa de conversão de flores em frutos foram escolhidas aleatoriamente 30 plantas em 2018 e 10 em 2019. O número de indivíduos avaliados diferente entre anos foi devido ao total de plantas que produziram flores e frutos no período acompanhado. Foram selecionados aleatoriamente três ramos marcados com fitas coloridas para acompanhamento semanal da produção de flor e fruto em cada pimenteira. Sempre que uma planta tivesse uma flor perdida por fatores externos como queda por vento ou insetos, esta foi excluída do cálculo para evitar subestimação dos valores. Após isso, foi feita uma média das flores e frutos produzidos por planta e média geral para cada ano.

A sincronia é um evento simultâneo de um evento (RUIZ; ALENCAR, 1999), que pode esclarecer quanto ocorre uma fenofase de um indivíduo ou população ao mesmo tempo e, portanto, influencia a dinâmica ecológica da interação animal-planta por oferecer recurso alimentar simultâneo. Para analisar o grau de sincronia das fenofases foi utilizada a fórmula de Augspurger (1983) adaptada por Pedroni (2002):

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1} \right) * \left(\frac{1}{f_i} \right) * \sum_{n \neq i} n \quad i = 1 \text{ e } j \neq 1$$

;

em que, X_i = índice de sincronia individual;

n = número de indivíduos com a fenofase na população;

f_i =número de meses que o indivíduo i está na fenofase;

e_j = número de indivíduos j que se encontram nos mesmos meses de fenofase de i

Após, o cálculo de X_i para cada indivíduo amostrado foi feito o cálculo de sincronia da população a partir da equação:

$$Z = \sum n \frac{x_i}{n}$$

em que,

Z = índice de sincronia da população,

n = número de indivíduos com a fenofase

x_i = índice de sincronia individual

Se $Z = 0$ ou $X_i = 0$ a sincronia é nula enquanto se Z ou $X_i = 1$ a sincronia é total

Incidência de galhas

A incidência de galhas foi avaliada pela média das galhas observadas entre abril de 2018 e abril de 2019, em ramos e folhas, nos mesmos 20 indivíduos marcados para avaliação de produção de α -solanina, voláteis, carboidratos e massa seca. Utilizou-se o índice de galhas (IG) que é definido pela escala semi-quantitativa do número de galhas ou massas de ovos: **0** =0, **1**=1-2, **2**=3-10, **3**=11-30, **4**=31-100, **5** = >100 (TAYLOR; SASSER, 1978).

Análise e quantificação de α -solanina

A extração do glicoalcalóide α -solanina foi realizada seguindo a metodologia proposta por Dao e Friedman (1996), após a otimização. Trezentos miligramas de folhas secas foram moídas em almofariz e pistilo durante dois minutos com 20 mL ácido acético 5%. O macerado foi submetido a 3 horas de extração sob agitação em agitador magnético em temperatura ambiente, a seguir filtrado em papel filtro sob vácuo. O filtrado teve o pH ajustado entre 10 e 11 com hidróxido de amônio e transferido para funil de separação de 125 mL para extração dos glicoalcalóides. Para tanto, adicionou-se 20 mL de butanol ao filtrado. Após a separação das fases a solução butanólica foi transferida para um béquer de 50 mL. O mesmo procedimento foi repetido por mais uma vez.

A solução butanólica foi concentrada em rotaevaporador para obtenção do extrato e redissolvido em 1 mL metanol (grau HPLC, Sigma Aldrich, pureza de $\geq 99\%$) para as análises cromatográficas.

As amostras e o padrão de α -solanina foram filtrados em filtros de 0,22 μm e analisados em cromatógrafo líquido de alta eficiência (UV HPLC Thermo Fisher) com bomba gradiente e detector UVVIS utilizando de coluna de fase reversa C_{18} (150 x 4,6mm e diâmetro de partícula de 5 μm). A fase móvel foi constituída por 50 mM de fosfato de amônio monobásico (pH 3,5) com ácido fosfórico (Fase A) e acetonitrila (Fase D), iniciando com 80 % de fase A (ácido fosfórico) e 20% de D (acetonitrila), 16 minutos 15 % (A) e 85 (D), 18 minutos 80% (A) e 20 % (D), com vazão de 0,6mL/min por 30 minutos e comprimento de onda de detecção de 208 nm.

A identificação da α -solanina foi realizada pela comparação do tempo de retenção do pico da amostra com o tempo de retenção do padrão e com co-injeção da solução do padrão de α -solanina (Sigma Aldrich, pureza $\geq 99,9\%$).

A curva de calibração foi preparada utilizando soluções de α -solanina com volume da solução padrão de trabalho para seis pontos equivalentes a 56, 28, 14,7, 3,5 e 1,75 ppm que geraram a equação $Y = 0,1565 x - 0,0001$ com $R^2 = 1$. Não foram feitas repetições para elaboração da curva.

Carboidratos foliares

Açúcares solúveis totais foram obtidos de amostra com 100 mg de massa seca foliar, por extração em etanol 80%, processo repetido três vezes. Ao final, todos os sobrenadantes das extrações foram unidos e o precipitado congelado (GARCIA et al., 2006).

Amido foi extraído do pellet por tripla extração com ácido perclórico a 52% gelado e os sobrenadantes unidos foram armazenados em falcon até a leitura (GARCIA et al., 2006).

A quantificação dos açúcares solúveis totais e amido foi realizada pelo método da antrona, sendo as leituras realizadas em espectrofotômetro a 620 nm e os resultados expressos em curva padrão de glicose (MORRIS, 1948; YEMM; WILLIS, 1954).

O perfil dos açúcares solúveis foi determinado por cromatografia iônica de alta eficiência (Dionex ICS-5000⁺). As trinta amostras de açúcares solúveis e os padrões foram filtrados em filtro de 0,22 µm e analisados em sistema de cromatografia, equipado com bomba quaternária, amostrador automático, detector eletroquímico DCS-5000 (Thermo®), coluna P-100 (Carbopack®), eletrodo de trabalho de ouro e o de referência Ag/AgCl. As fases eluentes A, B e C foram, respectivamente, hidróxido de sódio 640 mM, acetato de sódio 0,5M e água ultrapura, com vazão de 0,7 ml/min por 35 minutos. Não foram feitas repetições nas injeções das amostras.

A identificação dos açúcares solúveis foi realizada pela comparação do tempo de retenção do pico das 30 amostras com o tempo de retenção das misturas de padrões (trialose, manose, arabinose, glicose e frutose; Sigma Aldrich grau HPLC, 99,9% de pureza) e com a co-injeção da solução dos padrões com a amostra.

Utilizou-se curva de calibração construída com a análise para quantificar cada açúcar, equivalente a sete pontos cujas diluições foram 0.01, 0.1, 0.2, 0.4, 0.8, 1 e 2 ppm (Tabela 2). A curva feita para manose não apresentou dados detectáveis nas concentrações de 0.01 e 0.1 ppm e foram excluídos da equação. A seguir, as áreas dos picos foram plotadas contra as concentrações de cada padrão.

Tabela 2. Equações geradas com as diluições para a conversão dos valores de concentração de cada açúcar, amido ou açúcares totais nas amostras.

Substâncias	Equação	Valor de R ²
Amido	$Y = 0,0088 x + 0,0299$	0,9817
Açúcares totais	$Y = 0,0097 x + 0,0763$	0,98
Arabinose	$Y = 0,814 x - 0,0036$	1
Trialose	$Y = 0,3909 x - 0,0000007$	1
Glicose	$Y = 0,6074 x + 0,0001$	1
Frutose	$Y = 0,0765 x + 0,0033$	1

Manose	$Y = 0,0541 x + 0,0094$	1
--------	-------------------------	---

Os valores dessas equações foram utilizados para quantificar o conteúdo dos açúcares nas amostras, expresso em mg g^{-1} de massa seca foliar. Essas avaliações foram desenvolvidas no Departamento de Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia da do IB-UNESP-Botucatu.

Massa seca dos órgãos

As plantas amostradas foram coletadas ao final do estudo, e as massas secas de folhas, caules, raízes e frutos foram avaliadas após secagem em temperatura ambiente, durante sete dias e pesagem em balança de precisão (QUIMIS, 0,0001 g). As massas secas dos diferentes órgãos foram apresentadas em porcentagem da massa seca total de cada indivíduo amostrado.

Análise de dados

As médias das variáveis de fluorescência, trocas gasosas, conteúdo relativo de água, potencial água foliar, incidência de galhas entre ramos e folhas, voláteis, concentração de α -solanina, açúcares totais, amido, açúcares solúveis foram comparados entre as populações, a partir do teste não-paramétrico de Mann-Whitney ($p \leq 0,05$). Mapa de calor foi gerado para analisar as semelhanças entre as amostras individuais de voláteis, α -solanina e carboidratos presentes nas folhas da pimenteira Cumari no website MetaboAnalyst (<http://www.metaboanalyst.ca>) com dados normalizados, distância euclidiana e algoritmo ward. O teste de correlação de Spearman foi realizado para avaliar a relação entre galhas e conversão de frutos. O teste de Mann-Whitney e correlação de Spearman foram realizados utilizando o programa estatístico PAST versão 3.25.

RESULTADOS

Perfil de voláteis foliares

Nas pimentas galhadas e sem galhas foram identificadas 16 substâncias, representando 95,9% e 96,2% das porcentagens relativas e pertencentes a 6 classes químicas: aldeídos, cetonas, furanos, monoterpenos e sesquiterpenos (Tabela 3).

Tabela 3. Composição química média (porcentagem relativa) dos componentes de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* em indivíduos galhados e não galhados (São Paulo, Brasil).

Classe química/ Substâncias	IR _C	IR _L	GALHADAS			SEM GALHAS			
			Min	Max	Média	Min	Max	Média	Mann-Whitney
Aldeido									
<i>n</i> -octanal	1002	998	0,01	3,87	2,24	0,01	2,7	0,91	U=21,5; p=0,04
hexanal	803	801	15,36	40,79	24,23	16,55	39,05	26,1	U= 40; p=0,56
(<i>E</i>)-2-hexenal	852	855	5,33	26,26	12,85	6,77	16,24	10,82	U=43; p= 0,72
heptanal	902	902	0,01	3,12	0,47	0,01	2,43	1,68	U=23; p=0,03
(<i>E</i>)-2-heptanal	956	954	0,01	5,18	1,24	0,01	2,4	1,93	U=33; p=0,24
<i>n</i> -nonanal	1102	1100	3,63	14,09	7,07	4,74	15,17	8,79	U=30, p=0,17
<i>n</i> -decanal	1202	1209	0,01	4,42	2,77	0,91	3,63	2,43	U=46; p=0,9
Monoterpeno									
1,8 cineol	1027	1031	0,01	2,25	0,49	0,01	0,29	0,05	U=31,5; p=0,12
linalol	1098	1095	0,01	3,95	1,24	0,01	3,03	0,62	U=38; p=0,42
β-ciclocitral	1215	1219	0,01	2,97	1,83	0,01	2,43	0,67	U=19; p=0,02
Sesquiterpeno									
(<i>E</i>)-cariofileno	1415	1419	0,01	7,32	0,62	0,01	0,01	0,01	U=44; p=0,42
Furano									
2-pentil furano	991	988	0,01	8,11	4,15	1,85	5,28	4,05	U=44; p=0,78
2-etil furano	708	703	0,01	43,19	22,24	0,01	34,3	23,6	U= 38,5; p=0,48
Cetona									
6-metil-5-hepten-2-ona	987	985	0,01	4,09	2,26	0,01	3,14	1,21	U=26,5; p=0,10
(<i>E</i>)-α-ionona	1422	1430	0,84	6,15	3,55	0,01	2,12	1,13	U=5; p=0,001
Ni	748	-	0,01	16,4	8,26	0,01	20,79	7,95	U= 42,5; p= 0,69

<i>Total Identificado (%)</i>	95,9	96,2
-------------------------------	------	------

ni = Substância não identificada
 (-) não detectado
 *IR_C= índice de retenção linear calculado e IR_L = índice de retenção linear da literatura (Adams, 2017); $p \leq 0,05$.

Todas as substâncias são comuns entre plantas galhadas e sem galhas e as majoritárias não diferiram em porcentagem relativa média: hexanal (24,23%; 26,1 %), (*E*)-2-hexenal (12,85%; 10,82%) e 2-etil-furano (22,24%; 23,6 %; Tabela 3). As substâncias *n*-octanal, heptanal, β -ciclocitral e (*E*)- α -ionona diferiram entre plantas com e sem galhas (Tabela 3).

Incidência de galhas

Os maiores índices médios de galhas (IG) nos ramos ocorreram na estação seca (entre abril e outubro, assim como nas folhas entre abril e junho. Na estação chuvosa (entre Novembro e Março) houve uma queda no índice médio de galhas na população em caules e folhas. Entretanto, os índices médios de galhas entre os órgãos são diferentes ($U=29$; $p=0,004$), sendo o caule o órgão mais atacado (Figura 2).

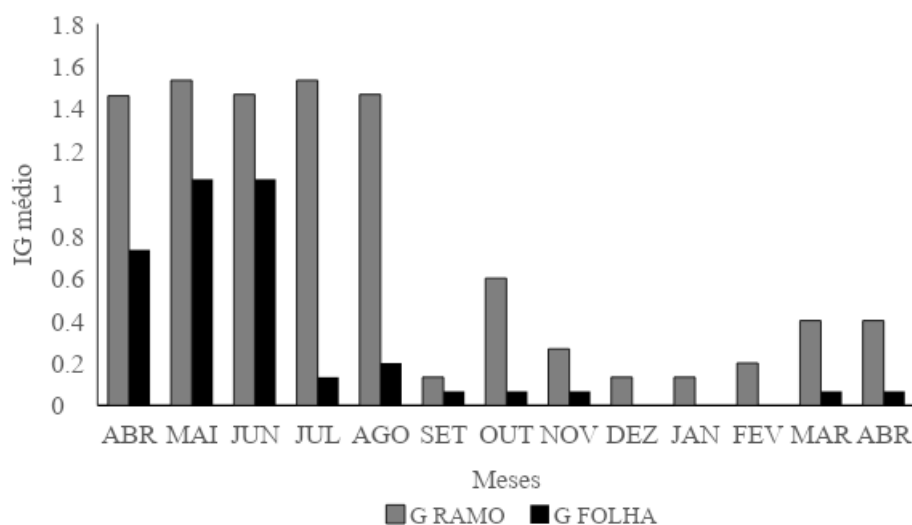


Figura 2. Índice de galhas médio em ramos e folhas de abril de 2018 a abril de 2019 na fazenda Lunardelli (São Paulo, Brasil).

Conversão de frutos e fenologia de Pimenteiras Cumari

A fenologia reprodutiva da pimenta Cumari ocorreu de agosto a fevereiro, sendo que dois picos surgiram para a produção de flores e frutos em setembro e dezembro-janeiro.

Entretanto, o maior pico de floração e frutificação foi maior em setembro (final da estação seca) do que em dezembro-janeiro (meados da estação chuvosa). Quando a estação seca se iniciou em abril a produção de flores e frutos declinou. A fenologia foliar da planta foi maior em abril de 2018 do que em 2019, com declínio em maio de 2018. Durante os dois picos de floração e frutificação houve queda na fenofase foliar (Figura 3).

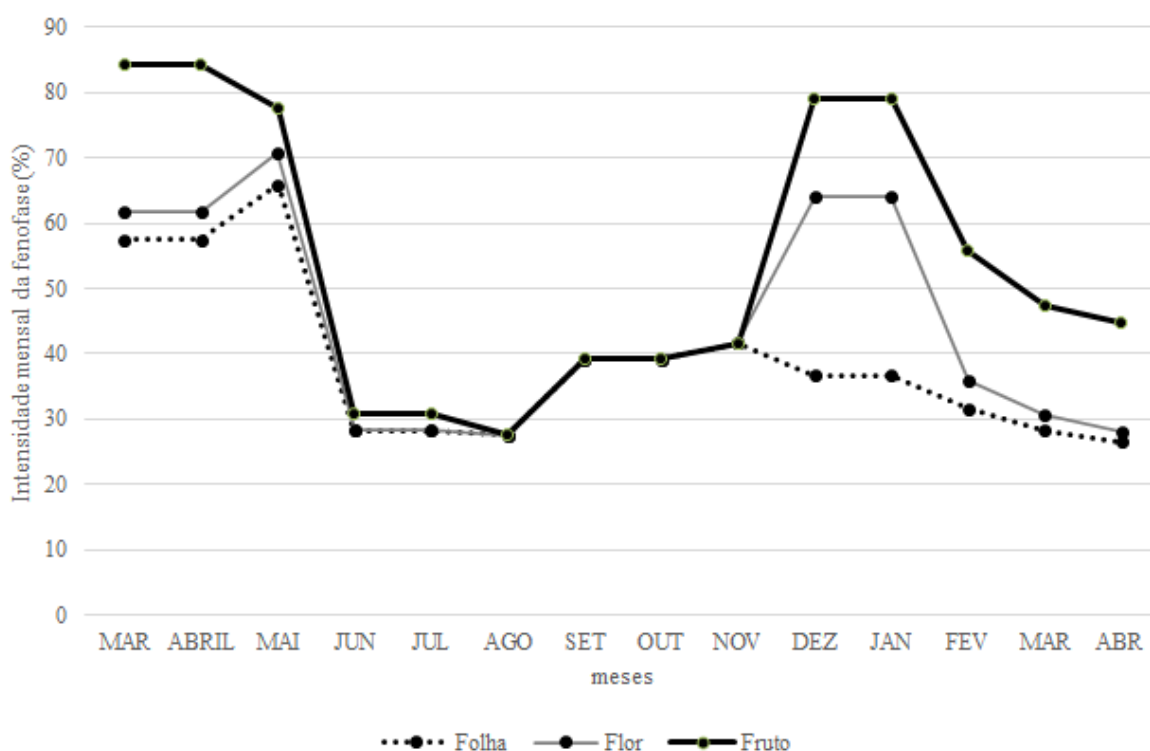


Figura 3. Intensidade da fenofase reprodutiva e vegetativa mensal da população avaliada entre Março de 2018 e Abril de 2019 (São Paulo, Brasil).

O índice de sincronia foliar foi elevado ($Z=0,95$), enquanto os de flor e fruto foram moderados ($Z = 0,59$; $Z = 0,55$ respectivamente).

Os frutos foram produzidos entre agosto e março (2018-2019) e o número médio de flores e frutos foi igual a respectivamente 5,85 e 0,81, em 2018, e 16,6 e 3,6 em 2019. A taxa de conversão de frutos em 2018 foi igual a 21% e em 2019, igual a 23 %, sendo similares entre os anos ($U=55$, $p=0,40$). Não houve relação entre taxa de conversão de frutos e número de galhas na planta em 2018 ($r_s=-0,04$; $p=0,84$) e em 2019 ($r_s=0,84$, $p=0,13$).

Massa seca dos órgãos

A massa seca média não diferiu significativamente entre folhas ($U=45$, $p=0,33$), raiz ($U=32$, $p=0,06$), caule ($U=41$, $p=0,22$) e fruto ($U=60$, $p=0,97$) de plantas galhadas (Figura 4).

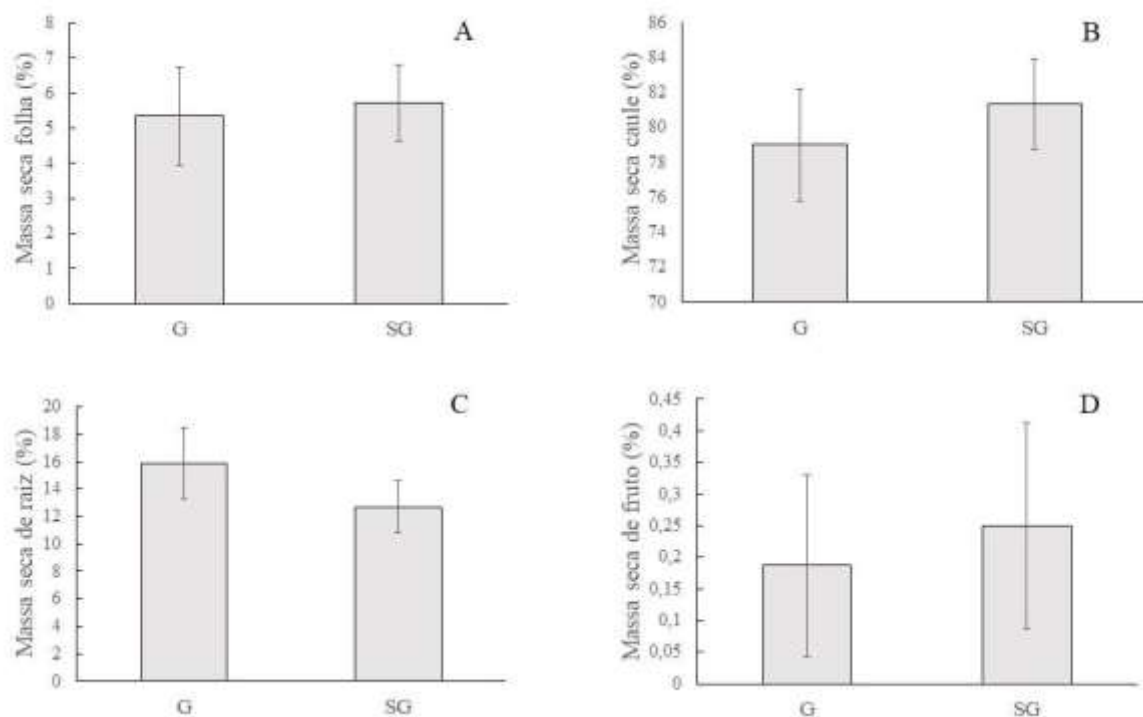


Figura 4. Massa seca média foliar (A), de raiz (B), de caule (C) e de frutos (D) em *Capsicum baccatum* var. *baccatum* galhadas (G) e sem galhadas (SG) (São Paulo, Brasil).

Análise e quantificação de α -solanina

A substância utilizada como referência de glicoalcalóide foi a α -solanina cuja ação anti-herbivoria é conhecida estando presente em concentrações que variaram entre 18,21 e 166,2 mg em plantas galhadas e entre 25,2 e 181,6 mg em plantas não galhadas. Embora sua presença nas folhas de *C. baccatum* var. *baccatum* tenha sido identificada, não houve diferença entre as suas concentrações médias entre plantas galhadas e não-galhadas ($U=73$, $p=0,64$) (Figura 5).

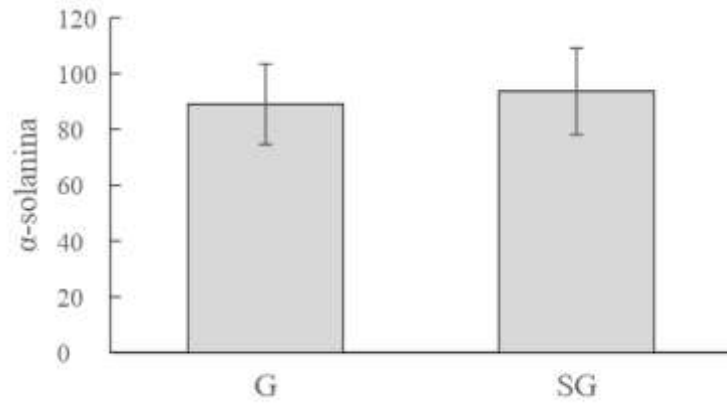


Figura 5. Concentração média de α -solanina em mg g⁻¹ em folhas secas de plantas galhadas (G) e sem galhas (SG) de *C. baccatum* var. *baccatum* (São Paulo, Brasil).

Carboidratos foliares

Não houve diferença entre arabinose (U=48, p=0,96), glicose (U=36, p=0,37), trialose (U=42, p=0,66), frutose (U=34, p=0,29), manose (U=47, p=0,96), amido (U=0,76, p=0,75) e açúcares totais (U=0,57, p = 0,5) entre indivíduos galhados e não galhados de *C. baccatum* var. *baccatum*, Figura 6.

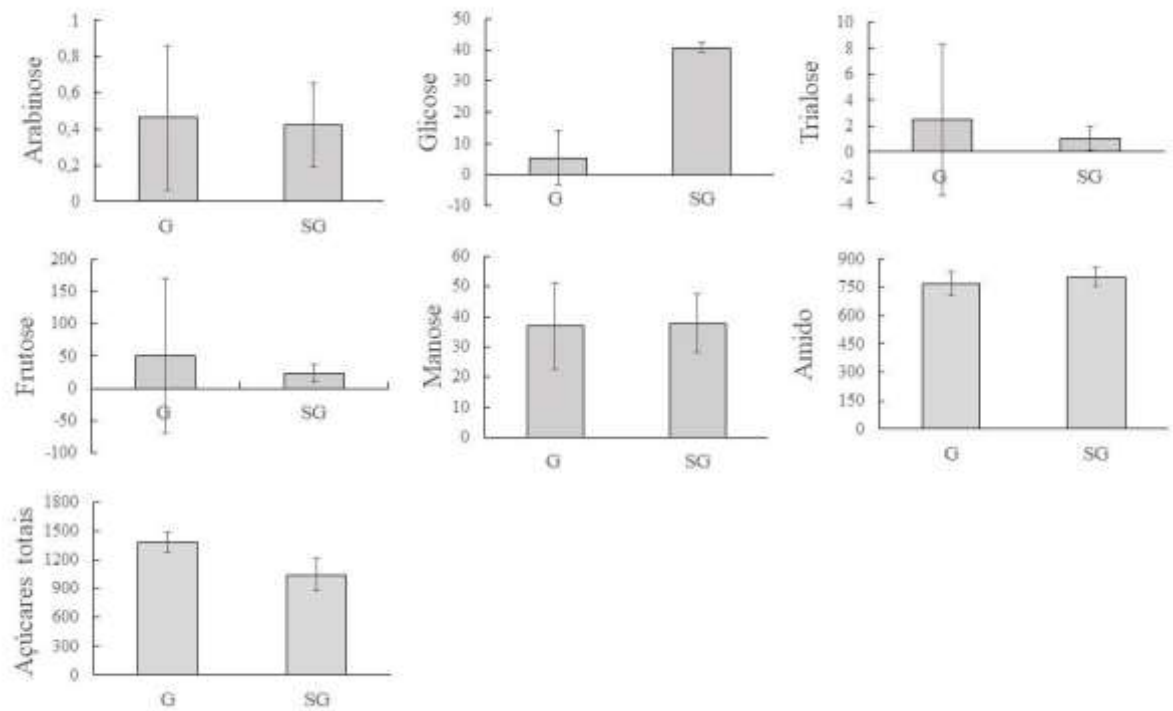


Figura 6. Concentração média de açúcares em mg g^{-1} em folhas secas de plantas galhadas (G) e sem galhas (SG) de *C. baccatum* var. *baccatum* (São Paulo, Brasil).

O mapa de calor demonstra o perfil de voláteis nas 20 pimenteiras amostradas. As substâncias ligadas à defesa ocorreram em maiores concentrações nas pimenteiras atacadas (Figura 7, Anexo 4).

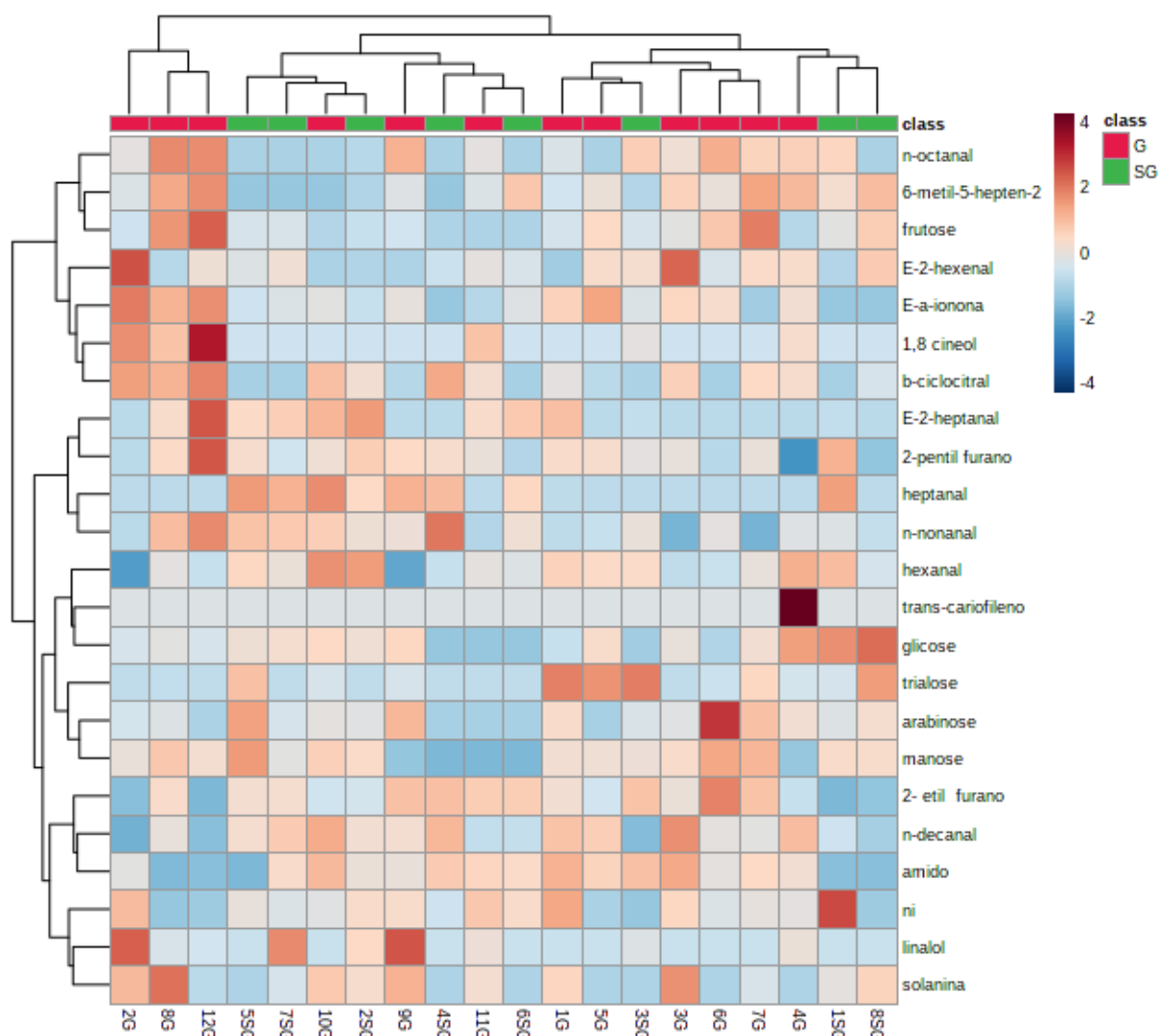


Figura 7. Mapa de calor de voláteis, α -solanina, amido, manose, glicose, arabinose e frutose em indivíduos de *Capsicum baccatum* var. *baccatum* galhados (G) e sem galhas (SG) (São Paulo, Brasil). Cada linha no mapa de calor representa uma substância analisada. Azul escuro representa menor concentração e vermelho escuro maior.

DISCUSSÃO

Estresse biótico como ataque de patógenos induz emissão de voláteis foliares como aldeídos e álcoois (DUDAREVA et al., 2006). Embora a avaliação de voláteis deste estudo tenha sido realizada com folhas de *Capsicum baccatum* var. *baccatum*, a predominância de aldeídos foi similar ao já relatado na literatura em fase reprodutiva de pimenteiras do gênero *Capsicum* (BOGUSZ JUNIOR et al., 2012), demonstrando que essas substâncias podem desempenhar um papel importante na defesa da planta não apenas nos frutos, mas também nas folhas. O número aparentemente baixo de substâncias voláteis encontradas é esperado já que a

abundância de voláteis nas folhas tende a ser mais baixa que nos ramos de diferentes espécies (FÜRSTENBERG-HÄGG; ZAGROBELNY; BAK, 2013).

A produção de substâncias do metabolismo primário e especializado pode ser influenciada por déficit hídrico e ataque de patógenos (GRIESSER et al., 2015). No entanto, no presente estudo não houve variação nas concentrações de açúcares, maioria dos voláteis e α -solanina entre plantas atacadas e não atacadas, conforme verificado em estudos anteriores (SHOCK et al., 1993; GRIESSER et al., 2015). Talvez essas semelhanças se expliquem com base em adaptações como produção de substâncias bioquímicas defensivas contra inseto galhador de *C. baccatum* var. *baccatum* em seringais onde a espécie frequentemente se encontra.

As porcentagens relativas das substâncias mais abundantes hexanal, (*E*)-2-hexenal, 2-etil-furano foram similares entre plantas galhadas e não galhadas, demonstrando que apesar de serem importantes direta ou indiretamente na defesa, a pimenteira Cumari parece usar combinação de substâncias tanto para se defender do ataque de herbívoros como, talvez para enfrentar outras condições desfavoráveis entre elas, excesso de minerais no solo.

Substâncias aldeídicas como o hexanal e (*E*)-2-hexenal, considerados voláteis de folhas verdes (LUNING et al., 1995; BOGUSZ JUNIOR et al., 2015), estão ligadas à mesma rota biossintética da lipoperoxigenase (DUDAREVA et al., 2013) e podem ser liberadas durante ataque de herbívoros (VITTECOQ et al., 2011; BATE; ROTHSTEIN, 1998). O hexanal pode reduzir a fecundidade de ácaros, repelir mariposas do gênero *Manduca* (CHOUDHARY, 2008), atrair parasitoides de herbívoros (VITTECOQ et al., 2011) indicando sua função na defesa direta e indireta da planta. Além disso, essa substância faz parte de um mecanismo elaborado de defesa induzida pela planta, em que sua produção pode resultar em aumento de enzimas típicas de defesa, como a catalase, superóxido dismutase, fenilalanina amônia liase, peroxidase e polifenol oxidase, quando a planta está sob ataque de patógenos (SEETHAPATHY et al., 2016). Portanto, sugere-se que sua presença em folhas atacadas tenha relação com mecanismos que auxiliam o enfrentamento à herbivoria, variação na disponibilidade hídrica e excesso de minerais no solo.

As injúrias causadas por insetos herbívoros podem favorecer infecções bacterianas e atração de parasitoides, que reduzem a população de larvas na planta, o que pode explicar a presença de nonanal e (*E*)-cariofileno em *C. baccatum* var. *baccatum* e suas ações defensivas

contra insetos galhadores. Apenas um indivíduo apresentou a substância (*E*)-cariofileno (figura 7) que por estar galhada sugere mais uma vez função defensiva desse volátil. Esses resultados estão de acordo com estudos encontrados na literatura que referem resultados semelhantes com ação antimicrobiana e redução de populações dos inimigos naturais do vegetal para nonanal (SOBHY et al., 2012) e (*E*)-cariofileno (TAMIRU et al., 2011; DEGENHARDT et al., 2009; HUANG, 2012).

A substância 2-etil-furano, uma das três substâncias majoritárias da pimenteira Cumari, cuja porcentagem relativa não diferiu em plantas com e sem galhas já foi encontrada em frutos de *Capsicum baccatum* var. *pendulum* (BOGUSZ JUNIOR et al., 2015). Os derivados furânicos são conhecidos por apresentar função inseticida (BANERJEE et al., 2012). Os furanos derivam de rotas de degradação de glicídios ou terpenos (DE MARIA, 1999), e a presença de 2-etil furano na folha em altas concentrações em todas as plantas pode ter ocorrido como parte da rota biossintética de voláteis terpênicos com função repelente à insetos herbívoros.

β -ciclocitral, (*E*)- α -ionona, heptanal e *n*-octanal diferiram entre os grupos de plantas galhadas e não galhadas e parecem estar relacionadas exatamente com a condição exigente que as galhas impõem à demanda metabólica da planta.

β -ciclocitral foi significativamente maior em plantas com galhas frequentemente reportado como responsável pelos aromas vegetais e de frutos em diversas espécies de plantas (EROGLU et al., 2010). Essa substância está relacionada ao vigor de plantas em condições adversas bem como ramificação e crescimento, atuando em baixas concentrações e com baixo custo de produção para a planta (DICKINSON et al., 2019). Isso explicaria por que as plantas com galhas tiveram um aumento significativo dessa substância no intuito de favorecer o vigor da planta crescimento para compensar o efeito da injúria causada pelas galhas que ocorreram principalmente nos ramos associadas a concentração de metais pesados no solo. Além disso, ao se converter em ácido β -ciclocítrico pode induzir a tolerância das plantas à seca (D'ALESSANDRO et al., 2019), o que justificaria a sobrevivência dessas plantas na área mesmo após um período de seca prolongado tendo em vista a disponibilidade de água como fator limitante para sua ocorrência.

A substância *n*-octanal foi maior em plantas galhadas e apresenta efeito antifúngico (ZHOU; TAO; JIA, 2014) e antibactericida (LIU et al., 2012; INOUE; TAKIZAWA; YAMAGUCHI, 2001). Tendo em vista que tanto para a deposição dos ovos quanto para a saída

dos insetos adultos possa haver contaminação patogênica em tecidos próximos a vasos condutores (BORKENT; BISSETT, 1985; ELLIS; BOEHM; COPLIN, 2008), seja das folhas, seja dos ramos, é de se esperar o aumento dessa substância nas plantas galhadas no sentido de constrianger e limitar os efeitos da infecção.

Outro componente que diferiu entre os dois grupos avaliados foi a (*E*)- α -ionona, cujo odor remete a notas florais em pimentas (PINO; FUENTES; BARRIOS, 2011; KEVREŠAN et al., 2013). (*E*)- α -ionona está relacionada à síntese da α -ionona, substância conhecida por favorecer a resistência de solanáceas contra insetos predadores (MURATA; KOBAYASHI; SEO, 2020), o que sugere sua função defensiva.

O volátil heptanal foi maior em plantas não galhadas e está associado na defesa indireta ao atrair parasitoides (UEFUNE et al., 2012). O estudo de Anastasaki e colaboradores (2018) em que a oviposição de insetos de *Tuta absoluta* em tomateiros tende a ocorrer em plantas não atacadas que pode indicar um mecanismo deles evitarem tais órgãos devido à função que alguns voláteis como o heptanal possuem de atrair de predadores de suas larvas, na tentativa de aumentarem a chance de sobrevivência de sua prole. Assim, essa substância pode interferir na comunicação planta-planta promovendo a morte dos insetos galhadores antes de sua deposição no órgão-alvo, tendo em vista que a incidência individual de plantas galhadas aumentou em poucas semanas.

A infestação de uma planta pode constituir ameaça para a vizinha uma vez que, ao evitar tecidos atacados e procurar os sadios, o inseto ao ovipor aumentará as chances de sobrevivência das larvas que não terão que competir por recurso. Assim, produção de voláteis com efeito defensivo por plantas galhadas e não galhadas pode ser uma forma das pimenteiras saudáveis se prevenirem do ataque de insetos (HEIL; KARBAN, 2010).

Plantas receptoras de sinais por voláteis emitidos pelas vizinhas podem ajustar sua defesa e investir em mecanismos menos caros energeticamente quando no ambiente existe alto risco de ataque, adaptando suas defesas a um atacante específico (HEIL; KARBAN, 2010). Uma explicação para o custo despendido por plantas atacadas emitirem esses voláteis que comunicarão plantas não atacadas de risco iminente pode ser o desenvolvimento da percepção a essas substâncias como forma de comunicação rápida entre órgãos, independente da anatomia e do transporte para os vasos. Outra hipótese é o aspecto populacional em que o altruísmo ocorre em populações limitadas em sua dispersão, pois muitas de suas vizinhas podem ser compostas

de sua parentela direta (HEIL; KARBAN, 2010; MURPHY et al., 2017). Altruísmo ocorre quando há custos diretos no auxílio do outro indivíduo e benefícios indiretos como no caso de indivíduos aparentados (MURPHY et al., 2017). Segundo Karban e colaboradores (2013), plantas aparentadas têm um perfil de voláteis mais similar que não aparentadas, o que poderia ser o caso, ao menos em parte, neste estudo da população de pimenteiras com e sem galhas.

Uma vez que a presença de α -solanina em folhas de plantas galhadas pode estar relacionada a associação de mecanismos de defesa anti-herbivoria ou prevenção à infecção antimicrobiana (KUMAR et al., 2016; BÜYÜKGÜZEL et al., 2013; CHOWAŃSKI et al., 2016), o presente estudo é pioneiro na identificação de α -solanina em *C. baccatum* var. *baccatum*. Concentrações semelhantes entre plantas galhadas e não galhadas podem ser explicadas pela baixa incidência de galhas em folhas, de onde este alcaloide foi extraído. Glicoalcaloides são pouco móveis e geralmente produzidos no órgão alvo em que atuam (SARQUIS et al., 2000; VAN GELDER; SCHEFFER, 1991; HLYWKA et al., 1994; ELTAYEB; AL-SINANI; KHAN, 2003), permitindo-se sugerir que maior concentração de α -solanina talvez fosse encontrada no caule onde as pimenteiras Cumari foram mais atacadas. As pimenteiras podem ter respondido de modo semelhante devido às mesmas condições ambientais e sujeitas local e temporalmente, a insetos galhadores. Talvez, voláteis e α -solanina, extraídos das folhas, tenham atuado na defesa de *C. baccatum* var. *baccatum*. Os voláteis provavelmente atuaram como repelentes enquanto α -solanina, como substância anti-herbivoria e antimicrobiana às infecções oportunistas das galhas abandonadas por insetos adultos. Como resultado, as folhas se tornaram órgãos menos suscetíveis aos insetos galhadores do que o caule. A incidência de galhas que predominou na estação seca possivelmente reflete a relação entre estações do ano, quando os galhadores foram mais comuns, produção de α -solanina e voláteis (heptanal, *n*-octanal, β -ciclocitral e (*E*)- α -ionona).

Ainda que não estivessem atacadas, plantas não-galhadas possivelmente são sujeitas periodicamente à ação de inseto galhador. O maior índice de galhas na seca indica o paralelismo entre dinâmica populacional do inseto galhador e fatores climáticos, bem como explica o período do ano em que essa planta está mais suscetível à sua infestação. Sabe-se que insetos galhadores podem sincronizar seus ciclos de vida à fenologia da planta hospedeira (YUKAWA, 2000). Entretanto, ao contrário do que ocorre na maioria das plantas em que as folhas são mais atacadas que outros órgãos (MAIA; SILVA, 2016; OLIVEIRA; MAIA, 2005; SILVA; ARAÚJO; SANTOS, 2015), *C. baccatum* var. *baccatum* apresentou maior incidência de galhas

nos ramos. Isso explicaria por que o padrão de incidência maior na estação seca não foi paralelo à produção de folhas, frutos ou flores. Apesar da elevada sincronia da fenofase foliar, indicativa de recurso alimentar para as larvas do inseto galhador, a intensidade do ataque durante a estação chuvosa (novembro de 2019) pode não ter sido suficiente para que plantas galhadas apresentassem maiores concentrações da maioria das substâncias defensivas, apresentando diferença apenas nas quantidades de heptanal, *n*-octanal, β -ciclocitral e (*E*)- α -ionona, o que talvez reforce a hipótese de comunicação entre plantas atacadas e não-atacadas.

A moderada sincronia entre flores e frutos e a ausência de diferença em carboidratos e massa seca total das plantas atacadas ou não sugere que excesso de minerais e baixa disponibilidade hídrica durante a estação seca não prejudicaram a reprodução.

C. baccatum var. *baccatum* apresentou dois picos reprodutivos, um em setembro e outro entre Dezembro e Janeiro. A ocorrência de dois picos de floração e frutificação sugere que esta planta possa ser subanual, ou seja apresenta dois períodos de frutificação em um mesmo ano (NEWSTROM; FRANKIE; BAKER, 1994). A frutificação no final da estação seca e durante a estação chuvosa pode estar relacionada às dinâmicas de seus dispersores tanto quanto à dos períodos mais favoráveis à sua germinação. A dormência de sementes desta espécie (CARNEIRO et al., 2010) pode indicar uma estratégia para maximizar a coincidência da germinação com as condições temporais ótimas para a planta (SPRINGTHORPE; PENFIELD, 2015), e assim abranger um período de germinação, dispersão e estabelecimento da plântula maior.

A partir de janeiro a produção floral diminuiu, mas a conversão de frutos se manteve estável de fevereiro a abril, indicando que a disponibilidade de água possa ser limitante para a reprodução dessa planta. Por serem na sua maioria cultivadas com vistas à sua produtividade, poucos estudos focam as fenofases das pimenteiras com vistas à sua conservação.

Este é o primeiro estudo que avalia a taxa de conversão de frutos em dois anos para esta espécie. A taxa de conversão de frutos de *Capsicum annum* depende das cultivares (WUBS et al., 2009) e pode estar relacionada com o tamanho dos frutos sendo que cultivares de frutos menores tendem a ter uma taxa de conversão maior (>50%) que as de frutos maiores (< 20%, WUBS et al., 2009). Comparado a espécies do gênero, *Capsicum baccatum* var. *baccatum* apresentar taxa de conversão baixa (média dos dois anos de 22%).

As taxas de conversão de frutos foram similares entre anos e a frutificação e floração foi paralela a pluviosidade. Apesar de nem sempre a disponibilidade hídrica afetar negativamente a produção de frutos em pimentas (FERRARA et al., 2011). Se os períodos prolongados de estiagem forem severos entre a floração e frutificação, a taxa de conversão de frutos pode ser diminuída (JAIMEZ et al., 2000). Nesse caso, as pimenteiras *C. baccatum* var. *baccatum* tiveram investimentos energéticos similares na produção dos frutos, porém apenas nos períodos de melhor condição hídrica para sua reprodução.

Além da produção de folhas, flores e frutos dessa pimenteira ser influenciada positivamente pela disponibilidade hídrica, outros fatores como os nutrientes no solo também são considerados importantes (NORD; LYNCH, 2009). A CTC e V% elevados matéria orgânica somados à pH moderado indicam área rica e fértil potencialmente favorável à absorção dos minerais aí presentes pela pimenteira Cumari. A ocorrência de solos com elevados níveis de minerais e metais pesados geralmente é tóxica às plantas podendo levar a espécies reativas de oxigênio, causar danos ao DNA, proteínas, clorofila de forma a comprometer seu desenvolvimento (SCHÜTZENDÜBEL et al., 2002). Pimenteiras do gênero *Capsicum* podem ser tolerantes quando em locais com concentrações medianas de metais pesados podendo acumulá-los em várias partes vegetativas da planta como caules e frutos (LI et al., 2010). Uma vez que, *C. baccatum* var. *baccatum*, no presente estudo passou pelos estádios vegetativo e reprodutivo, sem alteração de seu ciclo de desenvolvimento, elevados níveis de magnésio, cálcio, ferro, zinco e manganês no solo sugerem tolerância da espécie a essa condição.

O excesso de minerais e metais no solo pode ter sido resultado da biodegradação sucessiva do material orgânico foliar de seringueiras ao longo dos anos. As pimenteiras Cumari foram encontradas em seringais e a *Hevea brasiliensis* é conhecida por apresentar tolerância a elevadas concentrações de zinco (LI et al., 2014) (PRASANNAKUMARI; JESSY, 2017), cobre (PRASANNAKUMARI; JESSY, 2017), mercúrio (EKYASTUTI et al., 2016), chumbo e ferro (NWAICHI; OWUALA, 2018). A seringueira apresenta amplo potencial fitorremediador e no biomonitoramento de áreas poluídas com metais pesados (YUSOF; LATIF; YUSOFF, 2018) e acumulam elevadas concentrações de metais nas folhas, caule (YUSOF; LATIF; YUSOFF, 2018) e látex (RIPPEL et al., 2005).

Não foram observadas diferenças significativas entre as massas seca da folha, ramo, raiz e fruto entre plantas com e sem galhas, sugerindo que essas apresentam mecanismos para amenizar efeitos deletérios do ataque de inseto galhador sem necessariamente experimentar

maiores alterações metabólicas. A massa seca total e carboidratos semelhantes em plantas galhadas sugere moderado a baixo custo energético de defesa devido a reduzido ataque de inseto galhador.

Ausência de diferença nas variáveis estudadas entre plantas galhadas ou não sugere baixo ataque de inseto galhador que revelou índice de galhas médio (IG) igual a 0,27. Além disso, em novembro/2018 a fenofase foliar foi baixa comparada aos meses da estação seca, condição que, junto às substâncias defensivas, levou a baixos índices de galhas nas folhas ausentes para os insetos oviporem (PRICE, 1991; GONÇALVES-ALVIM; FARIA; FERNANDES, 1999).

Amido é uma substância chave nos processos de resposta ao estresse e quando degradado leva à liberação de açúcares que funcionarão como osmoprotetores e mantenedores da planta viva (ZANELLA et al., 2016; THALMANN; SANTELIA, 2017; THALMANN et al., 2016). Esse carboidrato controla a entrada e saída de água e trocas gasosas nas células guarda, em que sua degradação gera ácidos orgânicos e açúcares que possibilitam aumento do seu turgor e abertura estomática. Algumas Solanáceas como o tomate (*Solanum lycopersicum*) apresentam folhas que acumulam amido durante estresse por baixa temperatura (DONG; BECKLES, 2019; SINGH; SHAH, 2012). Embora no presente estudo amido não tenha revelado diferença entre plantas atacadas ou não, ataque de microorganismo pode levar a produção de voláteis que induzem acúmulo desse carboidrato na célula (EZQUER et al., 2010). Apesar de estar relacionado a ação defensiva, a intensidade do ataque de insetos galhadores pode não ter sido suficiente para levar a seu acúmulo.

Carboidratos podem ser acumulados em condições de estresse, como sinalizador (DINAKAR; DJILIANOV; BARTELS, 2012), indutor de acúmulo de amido (CORTINA; CULIÁÑEZ-MACIÀ, 2005; SINGH; SHAH, 2012; LUNN et al., 2014), regulador de genes de resposta a estresse (IORDACHESCU; IMAI, 2008), reserva energética, ação anti-oxidativa, proteção no estresse salino, hídrico e na herbivoria (CORTINA; CULIÁÑEZ-MACIÀ, 2005; GARG et al., 2002; EVELAND; JACKSON, 2012; LUNN et al., 2014; FERNANDEZ, 2010; GARG et al., 2002). Apesar disso, no presente estudo a produção de açúcares não diferiu entre plantas galhadas e não galhadas, não sendo suficiente para explicar as estratégias defensivas das plantas atacadas.

Os metabólitos primários e especializados, que não diferiram nas plantas, podem ter sido suficientes para garantir a comunicação entre plantas galhadas ou não. Voláteis de defesa direta e indireta podem ter determinado a preparação para o ataque, aumentando as chances de sobrevivência da espécie sob ação de múltiplos inimigos como bactérias, fungos, insetos galhadores e predadores de sementes.

CONCLUSÃO

Os voláteis heptanal, *n*-octanal, β -ciclocitral e (*E*)- α -ionona o glicoalcaloide α -solanina provavelmente atuaram na defesa de *Capsicum baccatum* var *baccatum* contra inseto galhador na estação seca.

Hexanal pode atuar na comunicação entre plantas galhadas e não galhadas atacadas frente a presença de um inimigo natural na mesma área.

Capsicum baccatum var *baccatum* direciona energia para a reprodução em condição de baixa disponibilidade hídrica, inseto galhador e excesso de minerais no solo.

O padrão fenológico da espécie favorece a compreensão da possibilidade de ataque por inseto galhador.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A área estudada representa ambiente antropizado cuja alteração varia espaço-temporalmente uma vez que o uso de pesticidas e fertilizantes nas lavouras adjacentes variam de acordo com o manejo da cultura e diretrizes da propriedade em que se encontram. Ao longo do ano, as chuvas podem ajudar no carreamento desses materiais sendo que a pluviosidade pode variar em intensidade e região.

Um fator que pode ter determinado a maior incidência de galhas em plantas da fazenda Muracoshi pode ter sido o maior vigor das plantas e número de folhas e ramos à época avaliada uma vez que esses insetos galhadores podem ter sido atraídos pela maior disponibilidade do “recurso” alimentar.

A variação do excesso atípico de minerais no solo entre áreas pode indicar os limites entre a tolerância da planta e a letalidade. Portanto, sugere-se que estudos futuros enfoquem as respostas da pimenteira Cumari a diferentes graus de estresse por predação ou patogenia através

da produção de voláteis e possam ser conduzidos de forma a melhor compreender como ela se comporta frente não apenas a uma espécie inimiga, mas várias pragas combinadas.

A presença de α -solanina em folhas de *C. baccatum* var. *baccatum* pode indicar a importância desse glicoalcaloide para a defesa contra inseto galhador. Existem outros glicoalcaloides foliares em *Capsicum baccatum* var *baccatum* que possivelmente exerçam função defensiva como α -solanina. Essas substâncias foram detectadas no presente estudo e não puderam ser confirmadas por ausência de seus padrões. Estudos futuros devem abordá-las com maiores detalhes.

A moderada sincronia entre flores e frutos e a ausência de diferença em carboidratos e massa seca total das plantas galhadas e não galhadas sugere que excesso de minerais não prejudicou a reprodução.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, R. P. et al. Identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectrometry. Carol Stream, IL: Allured publishing corporation,. 2017.

AIDE, T. M. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. **Ecology**, v. 74, n. 2, p. 455–466, 1993.

ALJBORY, Z.; CHEN, M. S. Indirect plant defense against insect herbivores: a review. **Insect Science**, v. 25, n. 1, p. 2–23, 2018.

ANASTASAKI, E.; DRIZOU, F.; MILONAS, P. G. Electrophysiological and Oviposition Responses of *Tuta absoluta* Females to Herbivore-Induced Volatiles in Tomato Plants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 44, n. 3, p. 288–298, 2018.

AUGSPURGER, C. K. Phenology, Flowering Synchrony, and Fruit Set of Six Neotropical Shrubs. **Biotropica**, v. 15, n. 4, p. 257, dez. 1983.

BATE, N. J.; ROTHSTEIN, S. J. C6-volatiles derived from the lipoxygenase pathway induce a subset of defense-related genes. **Plant Journal**, 1998.

BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 3, p. 269–275, 2002.

BERAN, F. et al. Chemical convergence between plants and insects: biosynthetic origins and functions of common secondary metabolites. **New Phytologist**, v. 223, n. 1, p. 52–67, 2019.

BOGUSZ JUNIOR, S. et al. Analysis of volatile compounds in *Capsicum* spp. by headspace solid-phase microextraction and GC × GC-TOFMS. **Analytical Methods**, v. 7, n. 2, p. 521–529, 2015..

BOLTON, M. D. Primary Metabolism and Plant Defense — Fuel for the Fire. v. 22, n. 5, p. 487–497, 2009.

BORKENT, A.; BISSETT, J. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) are vectors for their fungal symbionts. **Symbiosis (Philadelphia, PA)**, v. 1, n. 2, p. 185–194, 1985.

BÜYÜKGÜZEL, E. et al. THE INFLUENCE OF DIETARY α -SOLANINE ON THE WAXMOTH *Galleria mellonella* L. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, v. 83, n. 1, p. 15–24, maio 2013.

CARNEIRO, G. G. et al. Germination of pepper seeds subjected to dormancy breaking in hot water. **Bioscience Journal**, v. 26, n. 6, p. 882–885, 2010.

CHEN, C. C. et al. Arabidopsis SUMO E3 ligase SIZ1 is involved in excess copper tolerance. **Plant Physiology**, 2011.

CHOUDHARY, DEVENDRA KUMAR; JOHRI, BHAVDISH N.; PRAKASH, A. Volatiles as priming agents that initiate plant growth and defence responses. **Current science**, p. 595–604, 2008.

CHOWAŃSKI, S. et al. A review of bioinsecticidal activity of Solanaceae alkaloids. **Toxins**, v. 8, n. 3, p. 1–28, 2016.

COELHO, M. S. et al. Galls from Brazilian tropical dry forests: Status of knowledge and perspectives. In: **Neotropical Insect Galls**. [s.l.: s.n.].

COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual**

Review of Ecology and Systematics, 1996.

CORTINA, C.; CULIÁÑEZ-MACIÀ, F. A. Tomato abiotic stress enhanced tolerance by trehalose biosynthesis. **Plant Science**, v. 169, n. 1, p. 75–82, 2005.

COSS-ROMERO, M. DE; PEÑA, J. Relationship of broad mite (Acari: Tarsonemidae) to host phenology and injury levels in *Capsicum annuum*. **Florida Entomologist**, n. V, 1998.

D’ALESSANDRO, S. et al. The Apocarotenoid β -Cyclocitric Acid Elicits Drought Tolerance in Plants. **iScience**, 2019.

DAO, L.; FRIEDMAN, M. Comparison of Glycoalkaloid Content of Fresh and Freeze-Dried Potato Leaves Determined by HPLC and Colorimetry. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 44, n. 8, p. 2287–2291, 1996.

DE MARIA, CARLOS ALBERTO BASTOS; MOREIRA, RICARDO FELIPE ALVES; TRUGO, L. C. . Componentes voláteis do café torrado. Parte I: compostos heterocíclicos. **Química nova**, v. 22, n. 2, p. 209–217, 1999.

DEGENHARDT, J. et al. Restoring a maize root signal that attracts insect-killing nematodes to control a major pest. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 2009.

DEY, D. ROLE OF SECONDARY METABOLITES IN PLANT DEFENSE. **Innovative Farming**, v. 1, n. 4, p. 115–118, 2016.

DICKE, M. **Evolution of induced indirect defense of plants**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1999.

DICKINSON, A. J. et al. β -Cyclocitral is a conserved root growth regulator. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 2019.

DINAKAR, C.; DJILIANOV, D.; BARTELS, D. **Photosynthesis in desiccation tolerant plants: Energy metabolism and antioxidative stress defense** **Plant Science**, 2012.

DONG, S.; BECKLES, D. M. Dynamic changes in the starch-sugar interconversion within plant source and sink tissues promote a better abiotic stress response. **Journal of Plant Physiology**, v. 234–235, n. May 2018, p. 80–93, 2019.

DUDAREVA, N. et al. Plant volatiles: Recent advances and future perspectives. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 25, n. 5, p. 417–440, 2006.

DUDAREVA, N. et al. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. **New Phytologist**, v. 198, n. 1, p. 16–32, 2013.

EKYASTUTI, W. et al. Mitigation of mercury contamination through the acceleration of vegetation succession. **Biodiversitas**, 2016.

ELLIS, S. D.; BOEHM, M. J.; COPLIN, D. Bacterial diseases of plants. Agriculture and Natural Resources. v. 2008, p. 401–406, 2008.

ELTAYEB, E. A.; AL-SINANI, S. S.; KHAN, I. A. Determination of the glycoalkaloids α -solanine and α -chaconine levels in 18 varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.) grown in Oman. **Potato Research**, 2003.

EROGLU, A. et al. The eccentric cleavage product of β -carotene, β -apo-13-carotenone, functions as an antagonist of RXR α . **Archives of Biochemistry and Biophysics**, 2010.

EVELAND, A. L.; JACKSON, D. P. Sugars, signalling, and plant development. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 9, p. 3367–3377, 2012.

EZQUER, I. et al. Microbial volatile emissions promote accumulation of exceptionally high levels of starch in leaves in Mono- and dicotyledonous plants. **Plant and Cell Physiology**, v. 51, n. 10, p. 1674–1693, 2010.

FERNANDEZ, O. ET AL. Trehalose and plant stress responses: friend or foe? **Trends in plant science**, v. 15, n. 7, p. 409–4017, 2010.

FERRARA, A. et al. Flowering, growth and fruit setting in greenhouse bell pepper under water stress. **Journal of Agronomy**, 2011.

FREEMAN. An Overview of Plant Defenses against Pathogens and Herbivores. **The Plant Health Instructor**, 2008.

FÜRSTENBERG-HÄGG, J.; ZAGROBELNY, M.; BAK, S. **Plant defense against insect herbivores**. [s.l: s.n.]. v. 14

GARCIA, I. S. et al. Changes in soluble carbohydrates during storage of *Caesalpinia echinata* LAM. (Brazilwood) seeds, an endangered leguminous tree from the Brazilian Atlantic Forest. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 2b, p. 739–745, maio 2006.

GARG, A. K. et al. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 99, n. 25, p. 15898–15903, 2002.

GOLDSMITH, J. Preliminary Investigations Into The Taxonomy Of The Gall Midges (Diptera: Cecidomyiidae) Affecting *Capsicum* Sp In Jamaica. 2001.

GONÇALVES-ALVIM, S. J.; FARIA, M. L.; FERNANDES, G. W. Relationships between four Neotropical species of galling insects and shoot vigor. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 28, n. 1, p. 147–155, 1999.

GRIESSER, M. et al. Severe drought stress is affecting selected primary metabolites, polyphenols, and volatile metabolites in grapevine leaves (*Vitis vinifera* cv. Pinot noir). **Plant Physiology and Biochemistry**, 2015.

GUILLEN, N. G.; TITO, R.; MENDOZA, N. G. Capsaicinoids and pungency in capsicum Chinense and capsicum baccatum fruits. **Pesquisa Agropecuaria Tropical**, 2018.

GUREVITCH, J. ET AL. **The ecology of plants**. Sunderland: Sinauer Associates, 2002.

HEIL, M.; KARBAN, R. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 3, p. 137–144, 2010.

HLYWKA, J. J. et al. Effects of Insect Damage on Glycoalkaloid Content in Potatoes (*Solanum tuberosum*). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 1994.

HUANG, J. et al. Differential volatile emissions and salicylic acid levels from tobacco plants in response to different strains of *Pseudomonas syringae*. **Planta**, v. 217, n. 5, p. 767–775, 2003.

INOUE, S.; TAKIZAWA, T.; YAMAGUCHI, H. Antibacterial activity of essential oils and their major constituents against respiratory tract pathogens by gaseous contact. **Journal of Antimicrobial Chemotherapy**, 2001.

IORDACHESCU, M.; IMAI, R. **Trehalose biosynthesis in response to abiotic stresses***Journal of Integrative Plant Biology*, 2008.

ISMAIL, M. R.; DAVIES, W. J. Water relations of Capsicum genotypes under water stress. *Biologia Plantarum*, 1997.

JAIMEZ, R. E. et al. Effects of water deficit on the dynamics of flowering and fruit production in Capsicum chinense jacq in a tropical semiarid region of Venezuela. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2000.

KANT, M. R. et al. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. *Plant Physiology*, 2004.

KAPLAN, I. Trophic Complexity and the Adaptive Value of Damage-Induced Plant Volatiles. *PLoS Biology*, 2012.

KARBAN, R. et al. Kin recognition affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 280, n. 1756, p. 1–5, 2013.

KEVREŠAN, Ž. S. et al. Spice paprika volatiles as affected by different postharvest ripening treatments of red pepper (Capsicum annum L.) variety aleva NK. *Acta Periodica Technologica*, 2013.

KOTTEK, M. et al. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, v. 15, n. 3, p. 259–263, 2006.

KUMAR, N. K. K.; ASOKAN, R. Gall insects damaging eggplant and bell peppers in South India. n. June 2014, 2010.

KUMAR, P. et al. Potato tuber herbivory increases resistance to aboveground lepidopteran herbivores. *Oecologia*, v. 182, n. 1, p. 177–187, 4 set. 2016.

LEMOINE, N. P. et al. Responses of plant phenology, growth, defense, and reproduction to interactive effects of warming and insect herbivory. *Ecology*, v. 98, n. 7, p. 1817–1828, 2017.

LI, Q. S. et al. Toxic effects of heavy metals and their accumulation in vegetables grown in a saline soil. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, v. 73, n. 1, p. 84–88, 2010.

LIU, K. et al. Isolation and Biological Activities of Decanal, Linalool, Valencene, and Octanal from Sweet Orange Oil. **Journal of Food Science**, 2012.

LUNING, P. A. et al. Characterization and Occurrence of Lipoxygenase in Bell Peppers at Different Ripening Stages in Relation to the Formation of Volatile Flavor Compounds. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 43, n. 6, p. 1493–1500, 1995.

LUNN, J. E. et al. Trehalose metabolism in plants. **Plant Journal**, v. 79, n. 4, p. 544–567, 2014.

MAIA, V. C.; SILVA, L. O. Galhas de insetos da Restinga de Marambaia (Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro, RJ). **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 3, p. 787–795, 2016.

MARQUIS, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. **Science**, v. 226, n. 4674, p. 537–539, 1984.

MOORE, B. D. et al. Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context. **New Phytologist**, v. 201, n. 3, p. 733–750, 2014.

MOPPER, S. Phenology - How time creates spatial structure in endophagous insect populations. **Annales Zoologici Fennici**, v. 42, n. 4, p. 327–333, 2005.

MORRIS, D. L. Quantitative Determination of Carbohydrates with Dreywood ' s Anthrone Reagent. **Science**, v. 80, n. 107, p. 254–255, 1948.

MURATA, M.; KOBAYASHI, T.; SEO, S. α -Ionone, an apocarotenoid, induces plant resistance to western flower thrips, *frankliniella occidentalis*, independently of jasmonic acid. **Molecules**, v. 25, n. 1, 2020.

MURPHY, G. P. et al. Kin recognition, multilevel selection and altruism in crop sustainability. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 4, p. 930–934, 2017.

NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, v. 26, n. 2, p. 141, 1994.

NORD, E. A.; LYNCH, J. P. Plant phenology: A critical controller of soil resource acquisition. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 7, p. 1927–1937, 2009.

- NWAICHI, E. O.; OWUALA, F. N. Community level physiological profiling in a first generation phytoremediation experiment. **Indian Journal of Experimental Biology**, 2018.
- OLIVEIRA, JC DE; MAIA, V. C. Ocorrência e caracterização de galhas de insetos na restinga de Grumari (Rio de Janeiro, RJ, Brasil). **Arquivos do Museu Nacional**, v. 63, n. 4, p. 669–675, 2005.
- PEDRONI, F.; SANCHEZ, M.; SANTOS, F. A. M. Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil 1. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 2, p. 183–194, 2002.
- PENUELAS, J.; BIEL, C.; ESTIARTE, M. **Growth, biomass allocation, and phenology responses of pepper to elevated CO₂ concentrations and different water and nitrogen supply** *Photosynthetica*, 1995.
- PÉREZ-GUTIÉRREZ, A. et al. Growth phenology and chlorophyll fluorescence of habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.) under water stress conditions. **Acta Agronomica**, v. 66, n. 2, p. 214–220, 2017.
- PINO, J.; FUENTES, V.; BARRIOS, O. Volatile constituents of Cachucha peppers (*Capsicum chinense* Jacq.) grown in Cuba. **Food Chemistry**, 2011.
- PRASANNAKUMARI, P.; JESSY, M. D. Effect of increasing levels of soil copper on growth of young rubber (*Hevea brasiliensis*) plants. **Journal of Plantation Crops**, 2017.
- PRICE, P. W. Nordic Society Oikos The Plant Vigor Hypothesis and Herbivore Attack Author (s): Peter W . Price Published by : Wiley on behalf of Nordic Society Oikos Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/3545270> REFERENCES Linked references are available on JSTOR. **Nordic Society Oikos**, v. 62, n. 2, p. 244–251, 1991.
- RIEDLMEIER, M. et al. Monoterpenes support systemic acquired resistance within and between plants. **Plant Cell**, v. 29, n. 6, p. 1440–1459, 2017.
- RIPPEL, M. M. et al. Formation of calcium crystallites in dry natural rubber particles. **Journal of Colloid and Interface Science**, 2005.
- RODRIGUES, H. J. B. et al. Seasonal variability of the stomatal conductance in amazonian mangrove ecosystem and their relationships with meteorological variables. **Revista**

Brasileira de Meteorologia, v. 26, n. 2, p. 189–196, 2011a.

RUIZ, J. E. A.; ALENCAR, J. DA C. Interpretação fenológica de cinco espécies de Chrysobalanaceae na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica**, 1999.

SARQUIS, J. I. et al. Glycoalkaloid content in Solanum species and hybrids from a breeding program for resistance to late blight (Phytophthora infestans). **American Journal of Potato Research**, 2000.

SCHÜTZENDÜBEL, A. et al. Cadmium and H₂O₂-induced oxidative stress in Populus x canescens roots. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 40, n. 6–8, p. 577–584, 2002.

SEETHAPATHY, P. et al. Bacterial antagonists and hexanal-induced systemic resistance of mango fruits against lasiodiplodia theobromae causing stem-end rot. **Journal of Plant Interactions**, 2016.

SHOCK, C. C. et al. Compendio. 1993.

SILVA, T. M.; ARAÚJO, W. S. DE; SANTOS, B. B. DOS. Ocorrência e caracterização de galhas de insetos em um fragmento de mata semicaducifolia do Câmpus Samambaia. **Rev. Biol. Neotrop.**, v. 12, n. 1, p. 26–38, 2015.

SINGH, V.; SHAH, J. Tomato responds to green peach aphid infestation with the activation of trehalose metabolism and starch accumulation. **Plant Signaling and Behavior**, 2012.

SOBHY, I. S. et al. Less is more: Treatment with BTH and Laminarin Reduces herbivore-induced volatile emissions in maize but increases parasitoid attraction. **Journal of Chemical Ecology**, 2012.

SPRINGTHORPE, V.; PENFIELD, S. Flowering time and seed dormancy control use external coincidence to generate life history strategy. **eLife**, v. 2015, n. 4, p. 1–17, 2015.

STAMP, N. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. **Quarterly Review of Biology**, v. 78, n. 1, p. 23–55, 2003.

SUGIMOTO, K. ET AL. Intake and transformation to a glycoside of (Z)-3-hexenol from infested neighbors reveals a mode of plant odor reception and defense. **Proceedings of the**

National Academy of Sciences, v. 111, n. 19, p. 7144–7149, 2014.

TAMIRU, A. et al. Maize landraces recruit egg and larval parasitoids in response to egg deposition by a herbivore. **Ecology Letters**, v. 14, n. 11, p. 1075–1083, nov. 2011.

TAYLOR, A.; SASSER, J. Biology, Identification and Control of Root-knot Nematodes (Meloidogyne species) Raleigh. **NC: United States Agency for International ...**, p. 111, 1978.

THALMANN, M. et al. Regulation of leaf starch degradation by abscisic acid is important for osmotic stress tolerance in plants. **Plant Cell**, v. 28, n. 8, p. 1860–1878, 2016.

THALMANN, M.; SANTELIA, D. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. **New Phytologist**, v. 214, n. 3, p. 943–951, 2017.

TIFFIN, PETER; INOUE, B. D. Measuring tolerance to herbivory: accuracy and precision of estimates made using natural versus imposed damage. **Evolution**, v. 54, n. 3, p. 1024–1029, 2000.

UEFUNE, M. et al. Application of synthetic herbivore-induced plant volatiles causes increased parasitism of herbivores in the field. **Journal of Applied Entomology**, 2012.

VAN DEN DOOL, H.; DEC. KRATZ, P. A generalization of the retention index system including linear temperature programmed gas-liquid partition chromatography. **Journal of Chromatography A**, 1963.

VAN GELDER, W. M. J.; SCHEFFER, J. J. C. Transmission of steroidal glycoalkaloids from *Solanum vernei* to the cultivated potato. **Phytochemistry**, v. 30, n. 1, p. 165–168, jan. 1991.

VITTECOQ, M. et al. The Evolution of Communication in Two Ant-Plant Mutualisms. **Evolutionary Biology**, v. 38, n. 3, p. 360–369, 2011.

WINK, M. Plant breeding: importance of plant secondary metabolites for protection against pathogens and herbivores. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 75, n. 2, p. 225–233, 1988.

WITTSTOCK, U.; GERSHENZON, J. Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 5, n. 4, p. 300–307, 2002.

YEMM, E.W., WILLIS, A. . The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochem J.**, n. 57, p. 508–514, 1954.

YUKAWA, J. Synchronization of gallers with host plant phenology. **Population Ecology**, v. 42, n. 2, p. 105–113, 2000.

YUSOF, M. J. M.; LATIF, M. T.; YUSOFF, S. F. M. **Heavy metals phytoremediation potential of Hevea brasiliensis in Bentong, Malaysia**. AIP Conference Proceedings. **Anais...**2018

ZANELLA, M. et al. β -amylase 1 (BAM1) degrades transitory starch to sustain proline biosynthesis during drought stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 6, p. 1819–1826, 2016.

ZHANG, T. Q. et al. Evaluation of agronomic and economic effects of nitrogen and phosphorus additions to green pepper with drip fertigation. **Agronomy Journal**, v. 102, n. 5, p. 1434–1440, 2010.

ZHOU, H.; TAO, N.; JIA, L. Antifungal activity of citral, octanal and α -terpineol against *Geotrichum citri-aurantii*. **Food Control**, 2014.

ANEXO I. Variedade de substâncias voláteis encontradas em três trabalhos descritos para quatro espécies de pimenta (*Capsicum frutescens*, *C. baccatum* var. *pendulum*, *C. chinense*).

SUBSTÂNCIA	AUTOR	ESPÉCIE	ÓRGÃO
ALCANO			
Undecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-3-tetradeceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
1-pentadeceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
1-hexadeceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-7-hexadeceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Heptadecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Heptano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(E)-2-metil-3-octeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Etilbenzeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
4-etil-2,3-dimetilhex-2-eno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
2,7-dimetil-1,7-octadieno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-hexil-1,1-dimetilciclopentano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
2-metil-dodecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Tridecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-3-metildec-4-ene	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
3,7-dimetilocta-1,6-dieno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
2-metil-1-trideceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos

		<i>C. chinense</i>	Frutos
3-metil-tridecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
(E)-6-tetradeceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-metil-tridecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
(E)-5-tetradeceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-4-tetradeceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Tetradecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
2-metil-1-tetradeceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
(E)-5-trideceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
2-metil-pentadecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-metil-pentadecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos

2-metil-hexadecano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
8-heptadeceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-metil-(E)-1,3-pentadieno	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
2,2,4,6,6-pentametil heptano	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
Heptadecano	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Fruto
Hexadecano	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Fruto
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. chinense</i>	Fruto
Pentadecano	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Fruto
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. chinense</i>	Fruto
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Fruto
ÁLCOOL			
2-propanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-4-hexenol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
4-butoxi-1-butanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2,4-nonadien-1-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
1-decanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-6-nonen-1-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
10-1-decen-1-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-2-undecen-1-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos

2,2-dimetil-1-decanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
1-dodecanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
1-tridecanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
1-tetradecanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-3-pentadecen-2-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-3-hexenol	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
(Z)-2-hexen-1-ol	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
1-hexanol	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Fruto
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. chinense</i>	Fruto
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Fruto
1-penten-3-ol	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
2-butanol	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
3-metil-2-butanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
1-penten-3-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
1-pentanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	
4-metil-1-pentanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015		Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	
		<i>C. chinense</i>	Frutos

(Z)-3-hexen-1-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-metil-1-pentanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
2-heptanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
6-metil-2-heptanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
1-octen-3-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(R)-2-octanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
5-metil-5-octen-2-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-etil-2-heptanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
5,5-dimetil-ciclohex-3-en-1-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
2-nonanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-decanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	
3-ciclohexeno-1-ethanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-ciclopentil-1-propanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
3,3-dimetil-ciclohexanol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
(E)-2-hexadecacen-1-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
ALDEÍDO			
Butanal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-4-heptenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-2-decenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-2-dodecenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-2-dodecenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos

Aldeído místico	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Tridecanal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-2-tridecenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-metil-butanal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
2-metil-butanal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012		
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Pentanal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-hexenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(E)-2-hexenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012		
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Heptanal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-2-heptenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(E,E)-2,4-heptadienal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
2-etil hexanal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos

2-fenilacetaldedo	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-2-octenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(Z)-dec-7-enal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
(E,Z)-2,6-nonadienal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(E)-2-nonenal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
2,4-decadienal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Pentadecanal	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Decanal	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
Octanal	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
(Z)-2-hexanal	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
Hexanal	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Fruto
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. chinense</i>	Fruto
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pedulum</i>	Fruto
2-metil-4-pentenal	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
CETONAS			
(E)-5-metiloct-5-em-2-ona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-metil-2-butanona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
1-penten-3-ona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
2,3-pentanediona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos

2-heptanona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
1-octen-3-ona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
2-nonanona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015 BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
2-decanona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-undecanona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
ÉSTER			
Etil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Isopentil isobutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Prenil isobutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-metilbutil 2-metilbutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2- metilbutil isovalerato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
7 metil-4-octil acetato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Hexil butanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Hexil 2,2-dimetilpropanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Hexil-3-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-metilbutil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos

(Z)-3-hexenil-2-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Hexil-2- metil butirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-metil-hexil butirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Heptil isobutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-metil-2-butenil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-3-hexenil pentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Butil isohexil carbonato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Heptil 2,2-dimetilpropanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Heptil-2-metilbutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-metilpentil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Metil geranoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-etilhexil pivalato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Alil heptil carbonato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-5-decenil acetato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Benzil-2-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Alil decanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Hexil acetato	MOAIERI et . 2007	<i>C. annum</i>	Plântula
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Fruto

	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Fruto
Etil acetato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Metil methacrilato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Etil propionato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Metil isovalerato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Metil 2-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
Metil pentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Metil 3-metil-2-butenato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Etil 2-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
etil pentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
2-pentil propionato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Metil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
α -metilbutil isobutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Etil 4-metilpentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Etil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Isobutil 2-metilbutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
(Z)-3-hexenil acetato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Iso-butil isovalerato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Iso-amil iso-butirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos

		<i>C. chinense</i>	Frutos
Butil 2-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Pentil isobutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
Metil 6-metil heptanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
4-metilhexil acetato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Pentil butirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Isopentil 2-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Metil benzoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Isopentil isovalerato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Heptil acetato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
3-metil butanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Metil octanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Hexil 2-metil-2-propenoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Pentil 2-metilbutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Hexil isobutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos

(Z)-3-hexenil butirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-metil-3-butenil 3-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
3-metil-2-butenil pentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Isopentil pentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Hexil butirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Octanoic acid, etil ester	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(Z)-3-hexenil isopentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Hexil 2-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
Hexil isovalerato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
(E)-2-hexenil pentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Isopentil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Hexil pentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos

		<i>C. frutescens</i>	Frutos
Hexil 3-metil-2-butenato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
Heptil pivalato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
Benzil isobutirato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
7-ethoxi-3-hepteno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Heptil 2-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Heptil pentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-3-hexenilpiruvato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)-4-hexenil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Hexil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Benzil 3-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Octil pivalato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Octil pentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Octil 2-metilbutanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos

Octil isopentanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
n-heptil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-3-decenil acetato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Feniletil pivalato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Benzil hexanoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Ácido benzoico n-hexil ester	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Hexil benzoato	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(Z)-3-hexenil hexanoato	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Fruto
		<i>C. chinense</i>	Fruto
(E)-3-hexenil butirato	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Fruto
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. chinense</i>	Fruto
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Fruto
(Z)-3-hexenil-(E)-2-butanoato	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
ÉTER			
2-etil-furano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
2-pentil-furano	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos

(Z)-1-ethoxi-4-metilpent-2-eno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Pirazine		<i>C. chinense</i>	Frutos
2-isobutil-3-methoxipirazine	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
SULFUR			
2-pentil-thiofeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
TERPENOS		<i>C. chinense</i>	Frutos
β -cariofileno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
δ -3-careno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)- β - ocimeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
Cadinadieno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
β -(E)-bergamoteno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
β -ionona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
β -elemeno	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
(Z)- α -bergamoteno	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
Linalol	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
α -zingibereno	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
(Z)- β -farneseno	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
(Z)- β -ocimeno	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var <i>pendulum</i>	Fruto
Limoneno	MOAIERI et . 2007	<i>C. annuum</i>	Plântula

	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Fruto
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Fruto
α -pineno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
α -tricicleno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(R)- α -pineno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Camfeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Sabineno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
β -mirceno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
β -pineno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
α -phellandereno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Eucaliptol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(Z)- β -ocimeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
γ -terpinoleno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Terpinen-4-ol	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
β -ciclocitral	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
α -cubeneno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
α -longipineno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
I langeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Copaeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos

		<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
β -cubebeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
α -ionono	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015 BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
(E)- α -ionono	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Cariofileno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Germacreno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
Aromadendreno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
(E)- β -farneseno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
α -cariofileno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
(-)-germacreno D	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
9-epi- β -cariofilene	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
γ -muuroleno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
(E)- β -ionona	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
Longifoleno-(v4)	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
2-epi-(E)- β -cariofilleno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos

α -selineno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
6-epi- β -cubebeno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Aloaromadedreno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
δ -cadineno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Frutos
	BOGUZ-JUNIOR et al. 2012	<i>C. frutescens</i>	Frutos
		<i>C. chinense</i>	Frutos
		<i>C. frutescens</i>	Frutos
L-calameneno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
Cadinadieno-1,4	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos
8,9-dehidro-neoisolongifoleno	BOGUZ-JUNIOR et al. 2015	<i>C. chinense</i>	Frutos

ANEXO 2. Valores de referência para as características químicas do solo

Classe	P resina	Al	S	K	Ca	Mg	pH	B	Cu	Fe	Mn	Zn
Teores	Perenes	KCl	Ca(H ₂ PO ₄) ₂	Resina trocadora de íons			CaCl ₂	Água quente	DTPA	DTPA	DTPA	DTPA
M. Baixo	0 - 5			0,0 - 0,7			Até - 4,3					
Baixo	6 - 12	< 5	0 - 4	0,8 - 1,5	0 - 3	0 - 4	4,4 - 5,0	0,00 - 0,20	0,0 - 0,2	0 - 4	0,0 - 1,2	0,0 - 0,5
Médio	13 - 30		5 - 10	1,6 - 3,0	4 - 7	5 - 8	5,1 - 5,5	0,21 - 0,60	0,3 - 0,8	5 - 12	1,3 - 5,0	0,6 - 1,2
Alto	31 - 60	> 5	>10	3,1 - 6,0	>7	>8	5,6 - 6,0	>0,60	>0,8	>12	>5,0	>1,2
M. Alto	>60			>6,0			>6,0					

ANEXO 3. Tabela de voláteis produzidos por indivíduos pimenteiras Cumari (*Capsicum baccatum* var. *baccatum*) de duas populações Muracoshi e Lunardelli em Abril de 2019. G: presença de galhas; SG: sem galhas; R: indivíduo reprodutivo; V: indivíduo não reprodutivo; L: população Lunardelli; M: população Muracoshi, ni: substância não identificada, *: índice de retenção da literatura não determinado

SUBSTÂNCIAS	IR _c	IR _L	1VGL	2VGL	3VGL	4VSGL	5VSGL	6VSGL	7VSGL	8RGL	9RGL	10RGL	11RGL	12RGL	13RGL	14RGL	15RSGL
2- etil furano	708	703	19,10	5,59	8,78	4,88	12,16	13,82	25,86	7,55	20,79	11,30	16,68	7,87	18,18	11,17	4,98
ni	748	*	18,61	23,70	17,04	28,14	25,60	26,18	20,63	27,52	11,46	26,02	22,34	17,10	16,66	17,50	29,73
hexanal	803	801	19,82	19,93	28,51	26,04	32,82	6,23	12,59	12,71	23,09	28,42	15,77	16,98	23,31	38,23	19,66
(E)-2-hexenal	852	855	10,59	8,52	6,39	0,00	2,72	4,33	4,51	8,97	0,00	2,64	9,45	13,41	6,98	5,26	7,65
heptanal	902	902	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
(E)-2-heptanal	956	954	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
6-metil-5-hepten-2-ona	987	985	6,34	5,90	3,54	3,71	3,89	7,69	3,99	5,44	6,54	3,35	0,00	2,34	3,19	0,00	4,09
2-pentil furano	991	988	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,45	0,00	0,00	0,00	1,29	0,00	2,45	0,00	0,00	0,00
n-octanal	1002	998	5,01	3,57	3,51	0,00	0,00	0,00	3,54	0,00	7,99	0,00	0,00	0,00	3,45	3,71	5,16
n-nonanal	1102	1100	0,00	8,43	11,86	7,10	6,28	9,47	9,26	5,50	14,05	3,67	2,86	0,00	6,00	7,39	10,85
n-decanal	1202	1201	0,00	0,00	5,07	4,11	3,16	5,12	3,58	6,21	9,40	6,99	6,51	4,19	3,33	4,65	3,83
Total identificado			79	76	85	74	87	76	84	74	93	84	74	64	81	88	86

SUBSTÂNCIAS	IRc	IR _L	1RGM	2RGM	3RGM	4RGM	5RGM	6RGM	7RGM	8RGM	9RGM	10RGM	11RGM	12RGM	13RGM	14RGM	15G
2- etil furano	708	703	7,95	4,74	7,57	5,76	4,80	9,16	11,37	1,92	10,52	6,91	0,00	4,11	9,71	20,44	18,58
ni	748	*	16,84	18,93	18,65	16,24	16,56	23,07	27,57	17,23	17,26	20,01	0,00	25,89	29,92	23,62	34,45
hexanal	803	801	19,58	19,81	17,32	20,88	21,76	16,74	26,67	10,82	28,72	17,76	0,00	20,58	17,36	17,52	18,36
(E)-2-hexenal	852	855	5,24	2,41	5,38	7,27	5,67	6,50	7,08	5,96	5,34	2,55	0,00	3,40	4,25	4,37	7,35
heptanal	902	902	0,00	7,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,42	0,00	0,00	4,95	12,13	2,31
(E)-2-heptanal	956	954	0,00	2,19	3,38	3,03	4,72	0,00	0,00	0,00	6,51	1,81	0,00	7,16	0,00	2,94	0,00
6-metil-5-hepten-2-ona	987	985	5,71	2,34	0,00	5,00	2,86	4,16	5,74	3,80	3,67	0,01	0,00	3,43	4,41	3,10	2,33
2-pentil furano	991	988	0,00	3,35	0,00	0,00	0,00	3,74	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	3,04	0,00
n-octanal	1002	998	5,23	2,77	4,92	5,07	7,13	4,02	0,00	5,07	3,37	2,72	0,00	3,71	3,57	4,46	0,00
n-nonanal	1102	1100	10,56	3,84	10,44	9,14	8,94	6,21	6,62	10,94	5,85	10,39	0,00	6,70	8,80	8,39	4,69
n-decanal	1202	1201	5,23	3,49	5,08	5,00	4,11	3,95	2,34	6,59	0,00	2,65	0,00	3,54	0,00	0,00	5,97
Total identificado			76	71	73	77	77	78	87	62	81	72	0	79	83	100	94

Anexo 4. Tabela de voláteis produzidos por indivíduos de Cumari (*Capsicum baccatum* var. *baccatum*) da população Lunardelli em Novembro de 2019. G: indivíduos galhados; SG: indivíduos sem galhas; ni: substância não identificada, *: índice de retenção da literatura não determinado.

SUBSTÂNCIAS	IR ^c	IR ^d	1G	2G	3G	4G	5G	6G	7G	8G	9G	10G	11G	12G	13G	14G	15G	16G	17G	18G	19G	20G
2-etilfurano	708	703	23.16	19.80	21.37	13.05	14.99	43.19	31.05	24.99	31.37	14.77	29.06	0.01	0.01	15.48	31.05	31.87	23.35	28.93	23.77	34.30
ni	748	*	14.01	12.36	9.74	6.59	16.40	5.82	6.99	0.01	8.82	6.32	11.23	0.85	20.79	8.99	0.01	4.36	7.15	8.97	5.75	7.60
hexanal	803	801	29.41	18.00	15.36	35.99	27.75	16.78	23.08	22.12	22.40	40.79	22.61	16.47	33.51	39.05	27.45	16.55	28.57	20.79	23.78	19.07
(E)-2-hexenal	852	855	5.33	26.26	24.79	14.07	14.05	10.34	14.36	7.24	6.58	6.43	11.82	12.92	6.81	6.77	13.65	8.88	10.77	10.33	13.14	16.24
heptanal	902	902	0.04	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	2.42	3.12	0.01	0.01	2.79	1.54	0.01	2.19	2.87	1.61	2.43	0.00
(E)-2-heptenal	956	954	2.79	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	1.85	0.01	3.09	1.93	5.18	2.30	3.75	2.40	0.01	2.03	2.53	2.37	0.00
6-metil-5-hepten-2-ona	987	985	1.28	1.52	2.66	3.21	1.95	1.93	3.71	3.59	1.64	0.01	1.53	4.09	2.25	0.62	0.67	0.01	0.01	2.93	0.01	3.14
2-pentilfurano	991	988	4.72	2.85	4.13	0.01	4.68	2.76	4.21	4.85	4.89	4.43	4.22	8.11	6.02	5.28	3.98	4.62	4.62	2.65	3.37	1.85
n-octanal	1002	998	1.06	1.34	1.71	2.31	0.01	3.16	2.23	3.87	3.06	3.00	1.32	3.82	2.18	2.70	2.38	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
1,8 cineol	1027	1031	0.01	1.33	0.01	0.53	0.01	0.01	0.01	0.86	0.01	0.01	0.85	2.25	0.01	0.01	0.29	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
fenol	1098	1085	0.01	3.74	0.01	0.85	0.01	0.01	0.01	3.50	3.95	0.01	0.92	1.90	0.01	1.36	0.48	0.01	0.01	0.01	3.03	0.01
n-nonanal	1102	1100	4.39	4.07	6.50	6.54	4.81	6.88	5.30	11.07	7.73	9.81	3.63	14.09	6.42	7.85	7.37	15.17	10.61	7.94	10.21	4.74
n-decanal	1202	1201	3.38	0.01	4.42	3.53	3.16	2.22	2.15	2.31	2.61	3.89	1.44	4.10	1.64	2.59	3.30	3.63	2.64	1.49	3.23	0.91
8-cicloctilal	1215	1219	1.03	2.59	1.75	1.41	2.80	0.01	1.59	2.24	2.10	2.07	1.35	2.97	0.01	1.32	0.80	2.43	0.01	0.01	0.01	0.76
(E)-cariofileno	1415	1419	0.01	0.01	0.01	7.32	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
(E)-α-ionona	1422	1430	3.61	6.15	3.42	2.89	5.12	3.07	2.60	4.62	2.43	2.24	0.84	5.64	0.01	1.32	1.98	0.01	1.54	2.12	2.01	0.01
Total identificado			94	100	96	98	96	96	97	93	100	100	93	100	100	99	96	90	94	90	93	89