UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
ÁREA DE ENTOMOLOGIA

**Valor Nutritivo e Investimento em Defesas em Folhas de *Didymopanax*
vinosum E. March. E sua Relação com a Herbivoria em Três Fisionomias de
Cerrado**

Mara Patrícia Pais

**Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto USP, como parte dos requisitos
exigidos para obtenção do título de
MESTRE EM CIÊNCIAS, ÁREA DE
ENTOMOLOGIA.**

RIBEIRÃO PRETO – SP

1998

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
ÁREA DE ENTOMOLOGIA

**Valor Nutritivo e Investimento em Defesas em Folhas de *Didymopanax*
vinosum E. March. E sua Relação com a Herbivoria em Três Fisionomias de
Cerrado**

Mara Patrícia Pais

**Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto USP, como parte dos requisitos
exigidos para obtenção do título de
MESTRE EM CIÊNCIAS, ÁREA DE
ENTOMOLOGIA.**

Orientadora:

Profa Dra Elenice Mouro Varanda

RIBEIRÃO PRETO – SP

1998

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 25/09/1998

COMISSÃO JULGADORA

Profa Dra Elenice Mouro Varanda (FFCLRP – USP)

Prof. Dr Kleber Del-Claro (UFU)

Profa Dra Silvana Aparecida Pires de Godoy (FFCLRP – USP)

**A Sandra e Márcia, as melhores irmãs que
alguém poderia ter, e aos meus queridos
“pitchulos” Felipe e Amanda, dedico.**

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos aqueles que, direta ou indiretamente, auxiliaram na execução deste trabalho, em especial:

Ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia pelas condições oferecidas.

A CAPES pelo apoio financeiro.

A Elenice, não só pela orientação, mas principalmente pela amizade e convivência enriquecedora.

A Profa Silvana e ao Prof. Jarbas pela troca de idéias.

Ao Prof. Kleber Del-Claro pelos artigos enviados e pela gentileza e presteza com que confirmou a identificação de algumas espécies.

A Profa Zilá pela permissão de uso de seu equipamento.

Ao Prof. Mantovani por auxiliar na determinação das fisionomias.

Ao Prof Juarez pela força que deu por ocasião da escolha da área de trabalho.

Ao Ricardo pela convivência, pelo companheirismo no trabalho de campo e de laboratório, pelas respostas e principalmente pelas “perguntas de banca”.

A Aglai, por seu modo alegre de trocar idéias.

A Cláudia (Claudete), Analúcia, Toshico, Elsa, Carlota, Alê e Ana BG por tornarem a convivência no laboratório tão prazerosa.

Ao Jaime pela condução do veículo nos trabalhos de campo.

A Analú, um amor de pessoa que me ajudou nas fotografias com tanto entusiasmo.

A Bel, por tantas vezes perder seu tempo auxiliando na identificação de insetos.

Ao Xuxa pela criatividade na construção do medidor de área foliar.

Ao Hertz pelas sugestões.

Ao Márcio pela boa-vontade em auxiliar a fotografar os trips.

A Valdete por tantos “galhos quebrados”.

Ao Flávio pela ajuda, pela tranqüilidade, companheirismo, carinho...

À minha família pelo apoio nesta jornada.

SUMÁRIO

RESUMO

ABSTRACT

1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. Herbivoria por Insetos	1
1.2. Metabólitos Secundários nas Interações Planta / Inseto	3
1.3. Efeito da Disponibilidade de Nutrientes no Solo sobre as Estratégias de Defesa e sobre a Herbivoria	8
1.4. Considerações sobre as Estratégias Contra a Herbivoria no Cerrado	11
1.5. Importância de Estudos no Cerrado.....	14
2. OBJETIVOS.....	16
3. MATERIAL E MÉTODOS	17
3.1. Local de Estudo	17
3.2. Clima	19
3.3. Análises Granulométricas e Químicas do Solo.....	19
3.4. Material Vegetal	21
3.4.1. Caracterização da Espécie e Amostragem	21
3.4.2. Conteúdo de Água.....	22
3.4.3. Quantificação do Nitrogênio Total	23
3.4.4. Quantificação de Celulose e Lignina.....	24
3.4.5. Determinação da Dureza Foliar.....	24
3.4.6. Detecção de Compostos Secundários	25
Alcalóides.....	25
Glicosídeos cianogênicos.....	25
Glicosídeos saponínicos	25
Glicosídeos cardíacos ou cardiotóxicos	26
Taninos.....	26
3.4.7. Quantificação de taninos.....	26
3.5. Coleta e Análise da Fauna de Insetos	27

3.6. Medidas de Herbivoria.....	28
3.7. Análises Estatísticas	31
4. RESULTADOS.....	33
4.1. Clima	33
4.2. Composição Granulométrica e Química do Solo.....	34
4.3. Características da Planta.....	35
4.3.1. Teor de Água.....	35
4.3.2. Nitrogênio.....	36
4.3.3. Celulose e Lignina.....	37
4.3.4. Dureza Foliar	39
4.3.5. Análises Qualitativas.....	40
4.3.6. Taninos	41
4.4. Insetos e Outros Artrópodos	42
4.4.1. Riqueza	42
4.4.2. Abundância	49
4.4.3. Similaridade	57
4.5. Herbivoria.....	60
4.5.1. Herbivoria por Insetos Mastigadores	60
4.5.2. Herbivoria por Insetos Sugadores	61
4.6. Correlações entre as Variáveis	64
5. DISCUSSÃO	67
5.1. Clima e Solo.....	67
5.2. Características da Planta.....	68
5.3. Artrópodos Associados	73
5.4. Herbivoria.....	77
5.5. Discussão Geral.....	80
6. CONCLUSÕES	85
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	87

RESUMO

Pais, Mara Patrícia. 1988. Valor nutritivo e investimento em defesas em folhas de *Didymopanax vinosum* E. March. e sua relação com a herbivoria em três fisionomias de cerrado. Dissertação de Mestrado, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, 94 p.

O estudo teve por objetivo verificar se existe um gradiente de estresse nutricional entre fisionomias distintas na ARIE Pé-de-Gigante e verificar se às plantas de cerrado podem ser aplicadas (1) a hipótese da disponibilidade de recursos (Coley *et al.*, 1985), segundo a qual plantas em ambientes com menos recursos investem mais em defesas e (2) a hipótese de que plantas sob estresse abiótico tornam-se mais susceptíveis a insetos herbívoros (Rhoades, 1979; White, 1969, 1984). Além disso, pretendeu-se verificar a composição da fauna de insetos herbívoros e de predadores e parasitóides associadas à planta. Foram comparados os padrões de herbivoria foliar, bem como a fauna de insetos herbívoros e de predadores e parasitóides associada a *Didymopanax vinosum* E. March. em fisionomias de campo cerrado, cerrado e cerradão, relacionando-os com possíveis variações nutritivas, da dureza foliar e dos teores de celulose, ligninas e taninos. Foi constatado que as folhas jovens de *D. vinosum* possuem maior conteúdo de água e nitrogênio, menor dureza e menores teores de celulose, ligninas e taninos. As análises de solo não apontaram diferenças entre as áreas em termos de composição química, indicando a ausência de um gradiente de estresse nutricional. No entanto, as plantas do cerrado e do cerradão apresentaram folhas mais ricas em água e nitrogênio e menor dureza que as plantas do campo cerrado. As plantas das duas primeiras áreas investem mais em taninos e menos em ligninas, os principais tipos de defesas quantitativas. Outros fatores abióticos podem exercer grande influência nas concentrações destes compostos, como a luminosidade, cuja deficiência parece colocar as plantas do sub-bosque do cerrado e do cerradão em situação de estresse. Desse modo, a hipótese 1 aplica-se a *D. vinosum* apenas quando se considera o investimento em taninos, mas não em ligninas. A herbivoria por insetos mastigadores foi muito baixa tanto em folhas jovens quanto em adultas (inferior a 2 e 5%, respectivamente). Em folhas adultas, foi maior apenas no cerradão, corroborando parcialmente a hipótese 2. Por outro lado, a herbivoria por insetos sugadores em folhas jovens foi intensa, principalmente no campo cerrado e no

cerradão, sendo *Lyothrips didymopanax* (Thysanoptera) a principal espécie responsável pelos danos foliares. As populações desta espécie demonstraram ser influenciadas primariamente pela disponibilidade de folhas jovens da planta. Populações de aranhas e coccinelídeos acompanharam parcialmente as flutuações das populações de *L. didymopanax*.

Palavras-chave: cerrado, *Didymopanax vinosum*, herbivoria, trips.

ABSTRACT

Pais, Mara Patrícia. 1988. Nutritive value and defence investment in *Didymopanax vinosum* E. March. leaves and its relationship with herbivory in three cerrado physiognomies. Dissertação de Mestrado, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, 94 p.

This study aimed at verifying the existence of a nutritional stress gradient among distinct physiognomies at Pé-de-Gigante Relevant Ecological Interest Area (ARIE), and in such case, verifying whether the following hypotheses can be applied to cerrado plants: (1) the resource availability hypothesis (Coley *et al.*, 1985), according to which plants in environments with fewer resources invest more in defence strategies, and (2) the hypothesis stating that plants under abiotic stress become more susceptible to herbivorous insects (Rhoades, 1979; White, 1969, 1984). In addition, the study also aimed at verifying the composition of the herbivorous insects fauna as well as those of predators and parasitoids associated with the plant. The leaf herbivory standards were compared and so were the faunas of herbivorous insects, predators and parasitoids associated with *Didymopanax vinosum* E. March in physiognomies of “campo cerrado”, “cerrado” and “cerradão”. Such standards were then related to possible variations in leaf nutrition, toughness and levels of cellulose, lignins and tannins. It was observed that young leaves of *D. vinosum* had more water and nitrogen content, less hardness and smaller levels of cellulose, lignins and tannins. Soil analyses did not show differences among the areas as to chemical composition, which indicates the absence of a nutritional stress gradient. However, cerrado and cerradão plants presented leaves with greater water and nitrogen contents as well as less toughness than campo cerrado plants. The plants in the two first areas invested more in tannins and less in lignins, which are the two major types of quantitative defences. Other abiotic factors can exert great influence on the concentration of these compounds, such as luminosity, whose deficiency seems to place cerrado and cerradão understory plants in a stressing situation. Therefore, hypothesis 1 applies to *D. vinosum* only when the investment in tannins is taken into account, but not that in lignins. Herbivory in chewer insects was low both in young and adult leaves (lower than 2 and 5%, respectively). As to adult leaves, it was higher only in cerradão, which partly

supports hypothesis 2. On the other hand, herbivory by sucking insects on young leaves was intense, especially in campo cerrado and cerradão where *Lyothrips didymopanax* (Thysanoptera) was the mainly responsible species for leaf damage. This species' population showed to be primarily influenced by the availability of the plant's young leaves. Populations of spiders and Coccinelidae partly followed *L. didymopanax* population flows.

Key-words: cerrado, *Didymopanax vinosum*, herbivory, trips.

1. INTRODUÇÃO

1.1. Herbivoria por Insetos

Os insetos constituem 57% do número total de espécies atualmente vivas e, desse total, quase metade apresenta hábito herbívoro (Strong *et al.*, 1984).

Segundo a definição desses autores, são considerados insetos fitófagos ou herbívoros os insetos terrestres que se alimentam diretamente de tecidos vivos das plantas superiores. São, portanto, excluídos os insetos aquáticos e terrestres que exploram algas, os que ingerem madeira, néctar, assim como os que usam plantas mortas e folhas da serapilheira como alimento. Em geral, considera-se que insetos que se alimentam de sementes em desenvolvimento são fitófagos, mas não os que as exploram quando caídas no chão.

Os insetos fitófagos estão distribuídos por nove ordens: Coleoptera, Collembola, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera, Phasmida e Thysanoptera. A proporção de espécies fitófagas varia de ordem para ordem. Lepidoptera, Hemiptera, Orthoptera e Phasmida, por exemplo, são quase totalmente fitófagas, mas apenas um terço das espécies de Coleoptera e um décimo das de Hymenoptera alimentam-se de tecidos vivos das plantas superiores (Strong *et al.*, 1984). Ainda de acordo com esses autores, os insetos fitófagos podem explorar suas plantas hospedeiras de quatro formas: alguns se alimentam externamente, cortando e mastigando os tecidos; outros, por sucção em células individuais ou do sistema vascular da planta; algumas espécies escavam o interior de seus hospedeiros e algumas poucas formam galhas. Muitas partes da planta podem ser atacadas de mais de uma forma.

Os vários padrões de ciclo de vida existentes entre os insetos determinam o grau de associação com a planta hospedeira. Os Phasmida e os Orthoptera, em sua maioria, são formas ativas que fazem sua própria escolha entre as plantas disponíveis toda vez que necessitam alimentar-se. Em herbívoros holometábolos, o hospedeiro para a larva é definido quando a fêmea oviposita. Adultos da maioria dos Lepidoptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera não ingerem os mesmos alimentos que as larvas e, conseqüentemente, a oviposição é baseada numa propensão a determinados sítios relacionada com perspectivas de

sobrevivência larval. O local de oviposição é um fator crítico, uma vez que a maioria das larvas é muito lenta e guiada por receptores sensoriais de curto alcance. Desse modo, podem exercer pouca escolha sobre o que ingerem e geralmente sofrem grande mortalidade se forçadas a deixar seu hospedeiro original (Mitchell, 1981).

Entre os hemípteros hemimetábolos, os Thysanoptera e Homoptera são insetos sugadores. As fêmeas adultas alimentam-se do mesmo modo que os imaturos e geralmente também no mesmo hospedeiro. Assim, os fatores que identificam a qualidade nutricional do alimento para a fêmea, também estimulam a oviposição e, conseqüentemente, a fêmea seleciona locais de alta qualidade nutricional (Mitchell, *op. cit.*).

A perda de tecidos vegetais por herbivoria pode resultar em diminuição da performance da planta (Sagers & Coley, 1995). Marquis (1984), num experimento em que causou a perda artificial de área foliar em plantas da espécie *Piper arieianum*, simulando os efeitos da herbivoria, obteve dados que indicam redução no crescimento, mudança no período de floração e redução da viabilidade das sementes. Mesmo baixos níveis de herbivoria que parecem ser insignificantes num curto período de tempo, podem ter grandes impactos a longo prazo em plantas perenes (Doak, 1992). Além disso, a herbivoria pode reduzir a longevidade da folha (Janzen, 1980; Risley & Crossley, 1988), o que é refletido numa perda de material fotossintético ainda maior. Nascimento *et al.* (1990) e Karban (1993), porém, não confirmam essa observação.

Os insetos encontram nas plantas não apenas uma fonte de alimento, mas também um local em que possam viver e se reproduzir. Sendo dependentes das plantas, os insetos fitófagos estão sujeitos, portanto, a todas as interações entre estas e o meio ambiente (Pizzamiglio, 1991).

Várias características da planta e do meio podem influenciar as taxas de herbivoria foliar, tais como idade e altura da folha, luminosidade, sazonalidade, distribuição espacial, abundância, bem como características intrínsecas da espécie em questão (Lowman, 1985). Faeth (1985) sugere ainda a atuação de predadores e parasitóides no controle da população de herbívoros, o ciclo de vida desses herbívoros, a temperatura e a capacidade da planta reagir à injúria de seus tecidos aumentando a produção de substâncias de defesa.

Apesar do potencial destrutivo dos insetos herbívoros, ilustrado pelas pragas da agricultura, as fanerógamas dominam quase totalmente a superfície terrestre do planeta (Feeny, 1975). Na verdade, menos de 1% da produção anual de biomassa em ecossistemas terrestres são consumidos por herbívoros (Edwards & Wratten, 1981). Esses autores consideram que se alimentar de outros animais é uma estratégia de vida mais comum do que o uso de plantas verdes como alimento. Desse modo, evidenciam as seguintes dificuldades para os invertebrados herbívoros: (1) a localização de espécies particulares de plantas entre uma grande variedade da qual o inseto não pode se alimentar; (2) a sobrevivência, apesar dos extremos de exposição à temperatura e dessecação freqüentemente decorrentes da alimentação em plantas; (3) a fixação ou penetração em superfícies rígidas, cerosas, espinhosas ou repletas de tricomas; (4) o consumo e a digestão de uma fonte alimentar que pode ser sub-ótima do ponto de vista nutritivo ou por outras razões.

Feeny (1975) atribui a sobrevivência das plantas às suas próprias estratégias de defesa contra herbívoros. Harborne (1988) divide as defesas das plantas em físicas e químicas. Entre os mecanismos de defesa física tem-se epiderme espessa, depósitos cuticulares, espinhos, tricomas e fibras. As defesas químicas, também de grande importância, são representadas por substâncias tóxicas e / ou repelentes presentes no interior da planta.

Em vista de tantos obstáculos à herbivoria, Edwards & Wratten (1981) sugerem que são necessárias especializações para usar as plantas como alimento. Desse modo, apenas os invertebrados mais derivados são capazes de se alimentar de plantas. Como, segundo Harborne (1988), os insetos são organismos altamente especializados, têm adaptações anatômicas e bioquímicas que lhes permitem vencer as barreiras impostas pelas plantas.

1.2. Metabólitos Secundários nas Interações Planta / Inseto

Todos os organismos possuem rotas metabólicas similares através das quais sintetizam e utilizam certas substâncias essenciais: açúcares, aminoácidos, ácidos graxos, nucleotídeos e seus polímeros derivados, tais como polissacarídeos, proteínas, lipídios, RNA, DNA, etc. Essas rotas constituem o

chamado metabolismo primário e seus produtos, essenciais para a sobrevivência e desenvolvimento do organismo, são os metabólitos primários (Mann, 1987).

Os vegetais também utilizam outras vias metabólicas, produzindo compostos que geralmente aparentam não ser importantes para sua sobrevivência que são os chamados metabólitos secundários e suas vias de síntese ou utilização constituem o metabolismo secundário. Tais vias biossintéticas parecem apenas ser ativadas durante estágios particulares de crescimento e desenvolvimento, ou durante períodos de estresse causados, por exemplo, por limitação nutricional ou ataques por microorganismos (Mann, 1987). Entretanto, o próprio autor afirma que os limites que separam as vias metabólicas primárias das secundárias não são claros e que, além disso, os dois tipos de metabolismo são interligados.

Harborne (1988) afirma que cerca de 80% dos compostos secundários existentes são de origem vegetal, num total de 60.000 estruturas diferentes.

Durante anos, os compostos secundários foram considerados como resíduos do metabolismo primário e de nenhum valor para a sobrevivência dos vegetais (Harborne, 1988). Entretanto, tal idéia demonstrou ser sem fundamento, uma vez que a produção desses compostos representa um alto custo energético e nutritivo para a planta, levando a crer num papel maior para tais substâncias (Chew & Rodman, 1979). Além disso, como muitas dessas substâncias são geralmente tóxicas, a planta tem um custo adicional na manutenção de mecanismos que evitam a autotoxicidade (Edwards & Wratten, 1981). De acordo com Rhoades (1979), Stahl, em 1888, foi o primeiro a sugerir que algumas de suas propriedades químicas poderiam estar envolvidas com a proteção contra herbívoros. Esta idéia ficou esquecida durante muitos anos até que Fraenkel (1959 e 1969 *apud* Rhoades, 1979), provou que o reconhecimento da planta hospedeira, bem como o comportamento alimentar dos insetos, estavam sob o controle de compostos secundários, sugerindo que o significado adaptativo dessas substâncias na planta estavam em suas propriedades repelentes para os insetos e outros herbívoros.

Embora autores como Seigler (1977) acreditem que a função principal desses compostos seja a de atuar como agentes reguladores do metabolismo e como substâncias de reserva de nutrientes limitantes como nitrogênio, enxofre, fósforo e, em alguns casos, carbono, têm sido acumuladas evidências que

apontam para um papel ecológico primário dos metabólitos secundários na interação entre plantas e suas biotas associadas (Rhoades, 1979).

Muitos compostos secundários são capazes de deter o ataque por parte de insetos herbívoros, seja por deterrência, por intoxicação ou redução na capacidade de digestão do alimento (Rhoades, 1979), afetando assim o desenvolvimento, reprodução e, em alguns casos, causando a morte destes insetos.

Lesões de tecidos vegetais devido à herbivoria podem desencadear a produção de compostos voláteis como terpenóides. Essas substâncias, além de atuarem diretamente sobre os herbívoros, servem como sinalizadores e atrativos para artrópodos carnívoros ou parasitóides, inimigos naturais desses herbívoros, conferindo proteção adicional à planta (Turlings, 1990).

Por outro lado, sabe-se que algumas substâncias vegetais secundárias não conferem proteção contra todos os grupos de insetos, mas podem conduzir o inseto para a planta da qual se alimenta, ajudando-o a reconhecê-la e /ou estimulando o crescimento do herbívoro. Embora o valor nutricional da planta seja importante na escolha desses insetos, fica claro que o sabor, determinado pelas substâncias secundárias, influencia no comportamento alimentar, principalmente nos insetos oligófagos (Edwards & Wratten, 1981).

Desse modo, um dado composto pode servir tanto como aleloquímico quanto como nutriente, dependendo de sua concentração, da fisiologia do inseto e de condições ambientais. A canavanina, por exemplo, é letal para *Spodoptera eridania*, mas é uma fonte de nitrogênio para alguns besouros da família Bruchidae. Além disso, a distinção entre toxinas e redutores de digestibilidade não é clara, podendo um determinado aleloquímico exercer diversos efeitos no desempenho do herbívoro (Scriber & Slansky, 1981).

Muitas das interações inseto / planta são muito estreitas. Algumas espécies de insetos conseguem estocar substâncias secundárias ingeridas durante a alimentação para usá-las, na sua forma original ou quimicamente alterada, como sinais ou feromônios que são liberados no ar e que são importantes na regulação do comportamento, crescimento e reprodução de suas populações. Outras espécies podem usar compostos secundários extraídos de plantas para obter proteção contra seus predadores (Edwards & Wratten, 1981).

É possível dividir as defesas químicas em quantitativas e qualitativas. As defesas quantitativas têm sua atuação sobre o inseto dependente da dosagem, sendo encontradas nas plantas geralmente em altas concentrações, podendo chegar até a 60% do peso seco no caso dos taninos. As ligninas e as resinas, além de defesas físicas como dureza, também são incluídas na categoria de defesas quantitativas. Por outro lado, as defesas qualitativas, como, por exemplo, alcalóides, cardenolídeos, glicosinolatos, glicosídeos e alguns terpenos, caracterizam-se pela toxicidade e estão presentes nos tecidos vegetais em baixas concentrações, geralmente menores que 2% do peso seco. Embora as defesas qualitativas sejam menos custosas ao metabolismo da planta do que as quantitativas, são efetivas apenas contra herbívoros não adaptados a elas, conferindo pouca proteção, mesmo em altas concentrações, contra herbívoros especializados que desenvolveram mecanismos de detoxificação ou tolerância (Rhoades, 1979). As defesas quantitativas, por outro lado, atuam como inibidores digestivos, o que proporciona às plantas proteção tanto contra herbívoros quanto contra patógenos e, por isso, são de difícil contra-adaptação por parte dos insetos. Talvez por isso os taninos e outros compostos fenólicos relacionados são os compostos de defesa mais amplamente distribuídos no reino vegetal (Rhoades, *op. cit.*).

As defesas quantitativas são também características de plantas ou tecidos vegetais aparentes, facilmente localizados pelos herbívoros, enquanto que as defesas qualitativas são mais encontradas em plantas ou tecidos não-aparentes. A aparência de uma planta ou tecido, conforme definido por Feeny (1976), inclui todas as características que podem afetar a susceptibilidade da planta ou tecido de serem descobertos por herbívoros, como a persistência, forma de crescimento (herbácea ou lenhosa), densidade populacional, estágio de desenvolvimento, complexidade ambiental, etc.. Rhoades & Cates (1976) afirmam que a maioria das defesas das plantas não-aparentes interfere no metabolismo dos herbívoros, enquanto que as plantas aparentes utilizam defesas quantitativas como os taninos que reduzem a digestibilidade dos tecidos da planta. Considerando-se que plantas perenes lenhosas são aparentes e que as herbáceas anuais ou perenes são não-aparentes, espera-se encontrar maior investimento em defesas quantitativas no primeiro grupo. As defesas qualitativas, por outro lado, são utilizadas tanto por plantas herbáceas como lenhosas. Quando presentes em plantas lenhosas, as defesas qualitativas são geralmente concentradas em

tecidos não-aparentes, enquanto que as quantitativas nestas plantas concentram-se em tecidos aparentes.

McKey (1974 *apud* Rhoades, 1979) enfatiza tanto a importância da vulnerabilidade de partes da planta ao ataque dos herbívoros quanto o valor destas partes para a planta, de modo a determinar uma distribuição ótima de defesa. Taninos, resinas, alcalóides e outras substâncias defensivas geralmente concentram-se na superfície da planta. Ramos em desenvolvimento e folhas jovens têm maior valor para a planta do que folhas maduras. Enfim, o risco de estruturas como folhas, raízes, caules, etc. serem perdidas pela ação de herbívoros, varia de acordo com sua persistência, disponibilidade (raízes, por exemplo, são pouco acessíveis para a maioria dos herbívoros) e conteúdo de nutrientes (por exemplo, as folhas contêm uma maior concentração de nitrogênio, fósforo, etc.).

Uma consequência clara da atuação dos compostos secundários sobre os herbívoros é que o número de espécies de insetos que podem se alimentar de uma espécie particular de planta é geralmente pequeno (Edwards & Wratten, 1981). Erlich & Raven (1964) observaram que grupos aparentados de borboletas tendem a se alimentar de grupos aparentados de espécies de plantas. Baseados nestas observações, elaboraram uma teoria atualmente muito difundida, apesar das controvérsias que gera: a teoria da coevolução. Segundo esta teoria, *“as angiospermas produziram, através de mutações e recombinações ocasionais, uma série de compostos químicos não relacionados diretamente com suas etapas metabólicas básicas, mas que não são prejudiciais ao seu crescimento e desenvolvimento normal. Alguns desses compostos serviram para reduzir ou destruir o sabor agradável da planta na qual eram produzidos. Tais plantas, protegidas dos ataques pelos animais fitófagos, teriam entrado, de certo modo, numa nova zona adaptativa. A radiação evolutiva das plantas poderia prosseguir, e finalmente o que se iniciou como uma mutação ou recombinação ao acaso poderia caracterizar uma família inteira ou um grupo de famílias correlatas. Os insetos fitófagos, entretanto, podem evoluir em resposta a obstáculos fisiológicos. Se uma recombinação ou mutação apareceu em uma população de insetos que permitiu aos indivíduos alimentarem-se de certos grupos de plantas previamente protegidos, a seleção poderia se encaminhar para uma nova zona adaptativa. Aqui eles seriam livres para se diversificar, principalmente na ausência de competição com outros animais fitófagos. Assim, a diversidade das plantas pode tender a*

aumentar a diversidade dos animais fitófagos, mas o inverso também poderá ocorrer”.

Jermy (1976), em oposição, propõe a teoria da evolução seqüencial, onde postula que a evolução dos insetos herbívoros segue a evolução das plantas sem, no entanto, afetar esta última.

Com o maior conhecimento dos padrões ecológicos e evolutivos, foi proposto um modelo alternativo chamado coevolução difusa. Segundo este modelo, muitas espécies de níveis tróficos iguais ou diferentes podem exercer pressões seletivas simultaneamente umas sobre as outras e ser afetadas por mudanças nos outros membros da comunidade e, desse modo, a coevolução deve ser pensada num contexto geral (Fox, 1988). Além disso, o conceito de coevolução difusa também engloba as pressões seletivas exercidas por outros níveis tróficos, inclusive os inimigos naturais dos herbívoros (Fox, *op. cit.*)

1.3. Efeito da Disponibilidade de Nutrientes no Solo sobre as Estratégias de Defesa e sobre a Herbivoria

Várias hipóteses e teorias têm sido utilizadas para explicar a correlação entre estratégias de defesa e diversos fatores ambientais.

Coley *et al.* (1985) sugerem que, em ambientes com recursos limitados, são favorecidas as plantas de crescimento lento, que investem mais em defesas químicas. Plantas que vivem em ambientes em que os nutrientes são repostos de maneira lenta têm folhas de vida longa. Isso confere um valor adaptativo porque, cada vez que uma parte da planta é substituída, perde-se cerca de metade do nitrogênio e fósforo presentes naquele órgão. Demorando mais para realizar a troca de folhas, a planta minimiza gastos. Chapin (1991) confirma que plantas adaptadas a ambientes pobres em algum recurso (por exemplo, desertos, tundras, sub-bosques sombreados e solos inférteis) crescem lentamente, uma vez que têm menor capacidade de absorver nutrientes e de realizar a fotossíntese. Mesmo em condições ambientais ótimas, alocam menos recursos para o crescimento, pois estão adaptadas a utilizar a maior parte dos recursos na produção de defesas e no armazenamento.

Para Coley *et al.* (*op. cit.*), é importante que o investimento ótimo em defesas aumente à medida que o potencial de crescimento da planta diminui, porque é mais difícil para a planta de crescimento lento repor tecidos perdidos e uma pequena fração perdida por herbivoria representa uma grande proporção da capacidade produtiva da planta.

Em sua teoria da disponibilidade de recursos, estes autores sugerem que as defesas quantitativas e qualitativas da planta são determinadas pelos recursos disponíveis em seu habitat. Segundo eles, as defesas das plantas de crescimento lento costumam ser quantitativas, formadas basicamente por carbono, hidrogênio e oxigênio, enquanto que as plantas de crescimento rápido são formadas por defesas qualitativas, que incluem nitrogênio na molécula.

Como em ambientes de cerrado elementos como o nitrogênio são considerados escassos ou indisponíveis, o maior investimento em defesas quantitativas pelas plantas componentes desse tipo de vegetação, de crescimento lento, tem um significado adaptativo importante.

McKey *et al.* (1978), trabalhando com duas áreas de vegetação africana cujos solos diferiam principalmente pelo pH, fornecem dados importantes que vão ao encontro das idéias de Coley. Como em pH muito baixo as bactérias nitrificantes são inibidas, o fósforo e o molibdênio tornam-se indisponíveis. Em virtude da baixa disponibilidade desses dois nutrientes, as espécies vegetais que habitam solos de pH baixo possuem, em média, o dobro da concentração de compostos fenólicos (defesas quantitativas) encontrada para as plantas de solo com maior pH.

As plantas, em geral, respondem ao estresse ambiental do mesmo modo: reduzem a taxa de crescimento e a taxa de aquisição de todos os recursos. Isso é válido tanto para plantas adaptadas evolutivamente a ambientes de poucos recursos como para qualquer planta que se ajuste fisiologicamente a uma condição limitante qualquer (Chapin, 1991).

Em solos pobres, o estresse por falta de nitrogênio causa o seu deslocamento dos tecidos na forma de nitratos e de aminoácidos oriundos da quebra ou não produção de proteínas, inclusive daquelas importantes em reações metabólicas. Como resultado, a taxa de fotossíntese é reduzida (Chapin, 1991).

Algumas hipóteses amplamente aceitas, embora não muito apoiadas por dados na literatura, segundo Larsson (1989), afirmam que plantas sob estresse abiótico tornam-se mais susceptíveis a insetos herbívoros. White (1969, 1984), por exemplo, afirma que, nas plantas sob estresse, o aumento da concentração de nitrogênio livre nas folhas, principalmente na forma de aminoácidos, resulta em maior crescimento, desenvolvimento, sobrevivência, fecundidade e, assim, maior abundância de insetos. Isso, por sua vez, causaria maior herbivoria. Rhoades (1979) também acredita que o estresse tenha efeito positivo na performance dos herbívoros porque as plantas, nessas condições, aumentariam a concentração de defesas menos custosas, mas menos efetivas, em detrimento das mais custosas.

Mattson & Haack (1987 *apud* Jones & Coleman, 1991), entretanto, atribuem essa abundância de herbívoros não às condições da planta, mas à atuação do ambiente diretamente sobre os insetos, como um clima favorável ou diminuição de predadores e parasitas, entre outros fatores.

Por outro lado, a hipótese do vigor da planta, elaborada por Price *et al.* (1987), considera que alguns herbívoros atacam preferencialmente as plantas mais vigorosas, que seriam as de crescimento mais rápido e que produzem ramos mais longos. Embora essa hipótese se baseie principalmente em estudos com insetos galhadores, Kimberling *et al.* (1990) fornecem inúmeros exemplos da aplicação dessa hipótese a outros insetos, principalmente em ambientes fertilizados.

Experimentos demonstram que um ou mais parâmetros da performance do inseto ou o crescimento da população como um todo podem diminuir, aumentar ou permanecer constantes quando as plantas estão sob estresse. Porém, existe deficiência de estudos que examinem simultaneamente as defesas químicas e as respostas dos insetos em ambientes estressantes (Jones & Coleman, 1991)

1.4. Considerações sobre as Estratégias Contra a Herbivoria no Cerrado

O cerrado ocupa cerca de 25% de todo o território nacional, num total de aproximadamente 2.000.000 Km² (Fig. 1). É a vegetação típica do centro-oeste brasileiro, abrangendo os estados de Minas Gerais, Mato Grosso e Goiás e partes menores dos estados de São Paulo, Paraná, Maranhão e Piauí, não ocorrendo fora do Brasil (Joly, 1970). Manchas menores ocorrem também na região Norte, em plena Amazônia (Romariz, 1996).

Figura 1. Distribuição da vegetação de cerrado no Brasil (extraído de Oliveira & Oliveira-Filho, 1991).

A conceituação da vegetação de cerrado é controversa, mas pode-se considerar como cerrado *sensu lato* os campos limpos, os campos sujos, os campos cerrados, os cerrados *sensu stricto* e os cerradões (Coutinho, 1978). Todas estas formações vegetais apresentam uma diversidade e uma heterogeneidade muito grandes, tanto estrutural e fisionômica quanto em relação à constituição florística. Esta variação significa que o cerrado apresenta zonas

diversas como a zona florestal, representada pelos cerradões; a zona de savana, representada pelo cerrado *sensu stricto*, pelos campos cerrados e pelos campos sujos; e a zona de campo, representada pelos campos limpos (Coutinho, 1978). Este autor atribui essa diversidade a fatores geomórficos, topográficos, edáficos, frequência de queimadas e pastoreio, entre outros.

A região onde se encontra o cerrado tem estação seca bem definida que geralmente pode durar de cinco a sete meses. A estação chuvosa costuma abranger o período de outubro a abril. Esta prolongada estiagem tem reflexos marcantes na região (Joly, 1970).

Algumas características xeromórficas da vegetação de cerrado, tais como casca grossa, folhas coriáceas revestidas por uma espessa camada de tricomas, estômatos alojados em depressões, entre outras, aliadas à seca aparente, levaram pesquisadores anteriores a Rawitscher a atribuir a fisionomia típica da vegetação à escassez de água (Joly, 1970). Entretanto, Rawitscher, estudando o balanço hídrico de espécies do cerrado na década de 1940, verificou que o solo permanece úmido a partir de dois metros de profundidade, de modo que as raízes de espécies lenhosas sempre encontram água em abundância, permanecendo sempre verdes e transpirando livremente, mesmo durante o período de estiagem. Somente as gramíneas e as espécies de raízes rasas secam ou perdem suas folhas durante a época seca (Walter, 1986).

Arens (1958) explica o xeromorfismo como um caso de pseudo-xeromorfismo ou escleromorfismo oligotrófico. Não existindo condições para um xeromorfismo real, o que se observa nestas espécies é resultado das condições oligotróficas dos solos do cerrado que, por falta de nutrientes, principalmente nitrogênio, impossibilitam as plantas de produzirem proteínas, o que dificulta o crescimento. Walter (1986) confirma a pobreza dos solos do cerrado, uma vez que resultam da decomposição de granitos e arenitos, mas alega a ausência principalmente de fósforo, além de potássio, zinco e boro.

Goodland (1971) verificou que a deficiência mineral em solos de cerrado é também determinada pelo excesso de alumínio, uma vez que um maior teor de alumínio diminui ainda mais a disponibilidade de nutrientes, principalmente fósforo, potássio e cálcio. Propõe assim o termo escleromorfismo aluminotóxico para caracterizar a vegetação. Considera que a existência de um gradiente crescente de biomassa, pH e nutrientes, e decrescente de xeromorfismo

fisionômico e teor de alumínio no sentido campo limpo - campo sujo - cerrado - cerradão é um fator importante para o esclarecimento das relações ecológicas no cerrado. Trabalhos em outros tipo de vegetação têm concluído que o escleromorfismo predomina em solos deficientes em fósforo, tanto em áreas úmidas como semi-áridas (Medina *et al.*, 1990).

Atualmente, entretanto, tem-se encontrado que, em plantas de cerrado *sensu stricto* e cerradão, há uma severa restrição de trocas gasosas no período seco de inverno. Além da restrição de trocas gasosas, algumas plantas perdem parcialmente as folhas e há diminuição do potencial osmótico das folhas remanescentes (Moraes & Prado, 1996), o que coloca em dúvida a idéia de que as plantas de cerrado não estejam sujeitas ao estresse hídrico.

Algumas adaptações encontradas nesse tipo de vegetação, como tortuosidade dos troncos e ramos de indivíduos lenhosos parecem estar também relacionadas com a ação do fogo e conseqüente morte das gemas apicais, proporcionando o desenvolvimento de gemas laterais e porte baixo (Coutinho, 1980). A presença de numerosas espécies pirofíticas demonstra que o fogo é um fator natural nas regiões de cerrado desde os tempos mais remotos (Walter, 1986). Estando tão bem adaptadas ao fogo, essas plantas acabam mesmo por migrar para áreas devastadas de outras associações limítrofes, também sujeitas a queimadas periódicas, expandindo assim em parte a área originalmente ocupada pelo cerrado (Joly, 1970).

Os padrões de herbivoria obtidos de várias espécies vegetais do cerrado e campo cerrado levaram Fowler & Duarte (1991) a sugerir que a pressão dos herbívoros é baixa neste tipo de vegetação, atribuindo isso ao grande desenvolvimento de estratégias contra a herbivoria.

Em vista da limitação de nutrientes no solo, o cerrado pode ser considerado como um dos mais importantes exemplos de ambiente nutricionalmente estressante entre os ecossistemas brasileiros. Desse modo, o significado ecológico do escleromorfismo oligotrófico pode ser interpretado segundo a teoria da disponibilidade de recursos (Salatino, 1993). Esse autor considera que a teoria de Coley permite, inclusive, associar o escleromorfismo do cerrado com a ecologia química. A teoria do escleromorfismo prediz que, no cerrado, a fotossíntese não é alterada, mas a incorporação de seus produtos no crescimento e reprodução é limitada devido às deficiências de nitrogênio. O

excedente de fotossintetato seria, então, utilizado na síntese de compostos à base de carbono como cutina, suberina, lignina, entre outros. O tecido foliar teria, assim, maior quantidade de esclerênquima, cutícula espessa e células com paredes mais grossas, conferindo maior dureza às folhas (Arens, 1958). Em alguns casos, a dureza foliar pode constituir-se numa defesa mais eficiente do que compostos químicos como taninos (Coley, 1983).

Os tricomas e estômatos em depressões também atuam na defesa, muito mais do que evitando a perda de água (Salatino, 1993). Tricomas e taninos representam o maior meio de defesa de folhas jovens, sendo substituídos nas folhas adultas por defesas que proporcionam dureza e rigidez (Coley, 1983). A localização dos estômatos, por sua vez, pode influenciar na susceptibilidade da folha ao ataque de fungos. Como os estômatos são utilizados pelas hifas como via de penetração no mesofilo foliar, sua localização em depressões minimiza a invasão (Salatino, *op. cit.*).

Mesmo a grande quantidade de cera na superfície da folha não se relaciona necessariamente com a economia hídrica, uma vez que, como já mencionado, vários autores acreditam que as plantas do cerrado estejam quase sempre livres do estresse hídrico. Esses depósitos devem fazer parte de um complexo defensivo contra patógenos e herbívoros. Além disso, podem minimizar a perda de nutrientes por lixiviação das folhas (Salatino, *op. cit.*).

Desse modo, Salatino (*op. cit.*) conclui que a síndrome do escleromorfismo oligotrófico deve ter sido selecionada por seu alto valor como defesa anti-herbivoria em situações de estresse nutricional.

Segundo a teoria de Coley, ambientes com deficiência nutricional devem ser ocupados por plantas com investimento em defesas principalmente quantitativas. De fato, embora alcalóides e outras defesas qualitativas sejam encontradas em algumas espécies de cerrado (Gilbert, 1966 e Silva *et al.*, 1976 *apud* Salatino, 1993), certos gêneros que são marcadamente alcaloídicos e que têm grande expressão na flora brasileira são totalmente ausentes ou pouco representados no cerrado (Salatino, 1993). Defesas quantitativas como lignina e taninos, por outro lado, são bastante comuns.

1.5. Importância de Estudos no Cerrado

Com a crescente preocupação nacional e internacional em documentar e conservar a biodiversidade, são importantes os estudos em ecossistemas tropicais, como o cerrado, que cobre grande parte do território brasileiro e que está sendo destruído em taxas que excedem às da Amazônia (Price *et al*, 1995). Estudos de estimativa da diversidade da fauna e da flora e das interações ecológicas em ecossistemas de cerrado são essenciais para fornecer subsídios para seu manejo e conservação diante do impacto provocado por atividades humanas.

2. OBJETIVOS

O estudo teve por objetivo verificar se existe um gradiente de estresse nutricional entre fisionomias distintas na ARIE Pé-de-Gigante e verificar se, às plantas de cerrado, podem ser aplicadas (1) a hipótese da disponibilidade de recursos (Coley *et al.*, 1985), segundo a qual plantas em ambientes com menos recursos investem mais em defesas e (2) a hipótese de que plantas sob estresse abiótico tornam-se mais susceptíveis a insetos herbívoros (Rhoades, 1979; White, 1969, 1984). Essas duas hipóteses são indiretamente antagônicas, uma vez que não é de se esperar que uma planta com grande investimento em defesa seja mais susceptível ao ataque de herbívoros.

Além disso, pretendeu-se verificar a relação entre a dinâmica da fauna de insetos herbívoros e da fauna de insetos predadores e parasitóides associadas à planta.

Para testar essas hipóteses, foram comparados os padrões de herbivoria foliar, bem como a fauna de insetos herbívoros e de predadores e parasitóides associada a *Didymopanax vinosum* E. March. em três fisionomias de cerrado - campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão - relacionando-os com possíveis variações nos teores de água, de nitrogênio, de celulose, de ligninas, da dureza foliar e das concentrações de taninos. Essas características da planta foram também comparadas com as condições do solo.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Local de Estudo

O trabalho foi realizado na ARIE (Área de Relevante Interesse Ecológico) Pé-de-Gigante (21°36'44"S e 47°34'41"W), localizada no município de Santa Rita do Passa Quatro, SP (Figura 2) e pertencente à Universidade de São Paulo pelos decretos nº 52546/60 e nº 52720/71. A ARIE, com vegetação típica de cerrado, possui uma área de 900 ha e situa-se à esquerda da Rodovia Anhanguera, entre os kms 254 e 257. Com exceção ao lado limítrofe à rodovia, é totalmente cercada por plantações de eucalipto e cana-de-açúcar (Martins, 1991).

Pela classificação de Köppen (1948 *apud* Martins, 1991), o clima de Santa Rita do Passa Quatro é do tipo Cwag', temperado, macrotérmico, moderadamente chuvoso, de inverno seco não rigoroso, onde **C** é a temperatura média do mês mais frio, que permanece entre 18°C e -3°C; **W** é o inverno seco; **a** é a temperatura média do mês mais quente, que é superior a 22°C; **g'** é a máxima temperatura média, que ocorre após o solstício de verão. Duas estações apresentam-se marcantes e diferenciadas: uma chuvosa, quente e úmida, no período de novembro a abril; e a outra, seca e fria, no período de maio a outubro.

Na reserva estudada pode-se distinguir, entre outras, as fisionomias de campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão (Batalha, 1997). Na Figura 3 está indicada a localização da área trabalhada em cada uma destas fisionomias. A área de campo cerrado está distribuída na forma de manchas em meio ao cerrado *sensu stricto*, que cobre a maior parte da reserva (Batalha, *op. cit.*). A vegetação é aberta, composta principalmente por um estrato herbáceo-arbustivo, além de árvores esparsas (Figura 4). De modo geral, todas as plantas recebem luminosidade em abundância. Esta vegetação parece estar num estágio de recuperação pós-queimada, o que pode ser comprovado pela presença de árvores e arbustos cujos troncos ainda mantinham vestígios de carbonização quando o estudo teve seu início. Além disso, essa vegetação, por ser muito aberta, está mais sujeita aos danos provocados pela ação de geadas, fato este comprovado no inverno de 1997, quando uma geada provocou a queima da parte aérea de várias espécies vegetais neste local. A parcela de cerrado *sensu stricto* estudada é bem mais fechada, sendo formada por um estrato arbóreo bem desenvolvido, seguido

de um estrato herbáceo-arbustivo muito denso. Nesta área, a luminosidade que chega ao solo é muito inferior à observada no campo cerrado, uma vez que é filtrada pela copa do estrato arbóreo e pela copa do estrato herbáceo-arbustivo. É inclusive provável que esta vegetação esteja num estágio sucessional intermediário entre cerrado *sensu stricto* e cerradão. O cerradão, por sua vez, ainda não atingiu o clímax da sucessão ecológica. A altura de suas árvores é inferior a observada em outros cerradões da região (Mantovani, informação pessoal). Possui um estrato arbóreo bem desenvolvido, além de algumas plantas herbáceas e arbustivas escassas (Figura 5). Em alguns pontos formam-se pequenas clareiras nas quais a maior penetração de luz permite o desenvolvimento espécies arbustivas e herbáceas numa densidade um pouco maior.

Figura 2. Localização do Município de Santa Rita do Passa Quatro no Estado de São Paulo (modificado de Salis *et al.*, 1995 *apud* Batalha, 1997).

Figura 3. Localização das áreas estudadas no campo cerrado, cerrado e cerradão na ARIE Pé-de-Gigante.

3.2. Clima

Para a determinação da estação seca e chuvosa no período de estudo, foram utilizados dados mensais de temperatura média e de precipitação pluviométrica relativos ao período de outubro/1996 a fevereiro/1998. Os dados foram coletados no Posto C4-095 – Usina Santa Rita, Município de Santa Rita do Passa Quatro e cedidos pelo Centro Tecnológico de Hidráulica e Recursos Humanos da Secretaria de Recursos Hídricos, Saneamento e Obras do Estado de São Paulo.

3.3. Análises Granulométricas e Químicas do Solo

Com um cilindro de PVC de cerca de 15 cm de diâmetro foram retiradas amostras de solo nas profundidades de 0-10, 10-20 e 20-30 cm em três pontos diferentes de cada uma das áreas estudadas. O material foi triado e peneirado em laboratório para a retirada de detritos. As amostras retiradas da mesma

fisionomia e mesma profundidade foram misturadas e enviadas ao Laboratório de Análise Química de Solo e Planta da Universidade Federal de São Carlos, *campus* de Araras, para análises granulométricas e químicas, estas últimas envolvendo a quantificação de N, P, K, matéria orgânica, Al e verificação do pH através de CaCl_2 .

Figura 4. Vista geral do interior do campo cerrado.

Figura 5. Vista geral do interior do cerradão.

3.4. Material Vegetal

3.4.1. Caracterização da Espécie e Amostragem

Didymopanax vinosum E. March., da família Araliaceae, conhecida como mandioquinha ou mandiocão, é um arbusto típico de cerrado, abundante em toda a região de estudo (Figura 6). Tem caule recoberto de muitos pêlos curtos ferrugíneos; os ramos têm casca acinzentada ou ferrugínea, com frequência terminando em inflorescências que são panículas de 25 a 40 cm; as folhas são alternas, digitadas, com 7-14 folíolos peciolulados, obtusos, mucronulados, coriáceos, verde-escuros na superfície adaxial, tomentosos, cinzentos ou amarelo-ferrugíneos na face abaxial; as flores são pequenas e numerosas; as drupas são pequenas, pouco mais largas que altas (Ferri, 1969). Os indivíduos podem ser formados por várias ramificações desde o solo e ocorrem nas três fisionomias citadas no item 1, sendo que no cerrado e cerradão ocupa o sub-bosque, nesta última área desenvolvendo-se principalmente em pequenas clareiras.

Para o monitoramento da herbivoria, foram marcados dez exemplares de *D. vinosum* entre 1 e 2,5 metros de altura em cada uma das três fisionomias, num total de 30 indivíduos de altura semelhante. As coletas de insetos e de folhas para as análises químicas foram realizadas em outros dez e nove indivíduos / fisionomia, respectivamente, escolhidos aleatoriamente. As plantas utilizadas nos testes de herbivoria não foram as mesmas usadas no levantamento de herbívoros para que o resultado não fosse influenciado pela retirada dos insetos, conforme proposto por Loyola & Fernandes (1993). Para as análises das características foliares, as folhas de cada três indivíduos foram agrupadas, de modo a se obter três réplicas de campo. Nessas análises e também nas de herbivoria, foram analisadas as folhas jovens e adultas separadamente. Foram consideradas jovens as folhas que não tinham sua expansão completada e que possuíam maior pilosidade e textura mais tenra que as demais.

O monitoramento da herbivoria e coleta de folhas para medidas de dureza e análises químicas foram realizados de 3 em 3 meses, no período de março/1997 a fevereiro/1998, num total de quatro coletas, de modo a obter-se coletas representativas da estação seca e chuvosa e também das transições entre

uma e outra. Porém, não se pretendeu estudar as variações sazonais, mas sim evitar que fossem tiradas conclusões baseadas em amostragem num único período do ano. A coleta de insetos foi realizada mensalmente, durante 12 meses.

Figura 6. Ramo florido de *D. vinosum* no campo cerrado.

3.4.2. Conteúdo de Água

Folhas coletadas, separadas de seus pecíolos e pesadas ainda no campo, foram deixadas em estufa a temperatura inferior a 40°C até atingirem peso constante. O conteúdo de água foi obtido pela diferença entre o peso final e inicial e foi expresso como porcentagem do peso fresco da folha.

$$\% \text{ água} = (\text{Pf} - \text{Ps} / \text{Pf}) \times 100$$

Onde: **Pf** = peso fresco das folhas

Ps = peso seco das folhas

3.4.3. Quantificação do Nitrogênio Total

Foi utilizado o sistema de Kjeldahl citado em Allen *et al.* (1974), com algumas adaptações. Foram colocados em tubo de ensaio 0,3g das folhas previamente secas e pulverizadas, 0,5g de catalizador misto (2g de Se + 80g de K₂SO₄ + 5g de CuSO₄) e 5ml de ácido sulfúrico concentrado. O tubo de ensaio foi levado ao digestor, onde permaneceu até a amostra perder a cor. Inicialmente, utilizou-se temperatura baixa e, de 15 em 15 minutos, foi elevada em 50°C até chegar a 350°C. O material permaneceu sob esta temperatura por 2 horas e 30 minutos. Após a digestão, o material ficou em repouso até resfriamento.

Em seguida, foi feita a transferência da amostra para um balão volumétrico de 50 ml e completado o volume com água. A destilação foi feita durante 10 minutos a contar da condensação da primeira gota do destilado em três alíquotas (tréplicas de laboratório) de 4ml da solução cada, acrescidas de 15ml de NaOH 46%. A amônia destilada foi para um erlenmeyer contendo 10ml de solução de ácido bórico 2% e 3 gotas de indicador misto (mistura de volumes iguais de vermelho metal 0,66% e de verde de bromocresol 0,33% em etilenoglicol).

A solução foi titulada com HCl 0,01 N até sua coloração mudar de verde para rosa. Os teores de nitrogênio foram expressos em % do peso seco e calculados pela fórmula

$$\% \text{ Nitrogênio} = \{[(V_a - V_b) \times F \times N \times mE \times d] / P\} \times 100$$

Onde: **V_a** é o volume (em ml) de HCl gasto na titulação da amostra;

V_b é o volume (em ml) de HCl gasto na titulação do branco;

F é o fator de correção do ácido utilizado na titulação;

N é a normalidade do ácido usado na titulação;

mE é o miliequivalente-grama do nitrogênio, cujo valor é 0,014;

d é o número de vezes em que a amostra foi diluída durante a análise, cujo valor é 12,5;

P é o peso da amostra em gramas.

3.4.4. Quantificação de Celulose e Lignina

Celulose e lignina são compostos de importante papel na dureza dos tecidos. Para sua quantificação, foi utilizado o método de Van Soest & Robertson (1980). Nesta técnica, 1g do material vegetal seco e pulverizado foi deixado por uma hora em ebulição em 200ml de solução detergente ácida, sendo a seguir filtrado em cadinho de peso conhecido. Após lavagem com água quente e acetona, o material contido no cadinho foi deixado por cerca de oito horas em estufa a 100°C e a seguir, pesado (P2). Subtraindo-se P2 do peso do cadinho contendo a amostra inicial (P1), obteve-se o peso das fibras ácido- detergentes contidas no material. A seguir, a amostra foi deixada por três horas em solução de ácido sulfúrico 72%, sendo depois lavada com água quente e acetona. Após oito horas em estufa a 100°C, o material foi novamente pesado (P3). A diferença entre P2 e P3 é o valor, em gramas, da celulose presente na amostra. O cadinho foi deixado então na mufla por três horas a 500°C e pesado (P4). Pela subtração entre P3 e P4 obteve-se o valor, em gramas, da lignina.

Entretanto, verificou-se que para a obtenção de 1g de material jovem é necessária a utilização de maior área foliar do que para a obtenção 1g de material foliar adulto. Por isso, optou-se por representar o conteúdo de celulose e lignina como massa por unidade de área (mg/cm^2). Para tanto, os dados de cada fisionomia foram transformados com o uso de um índice que estabelece a relação entre o peso seco e a área das folhas jovens e adultas. Ou seja, esse índice, chamado aqui de área específica, estabelece o quanto de área foliar é necessário para se obter 1g de peso seco do material.

3.4.5. Determinação da Dureza Foliar

Para as medidas de dureza foliar, foram escolhidas aleatoriamente 10 folhas jovens frescas e 10 adultas por planta. Para isso, utilizou-se um penetrômetro, construído segundo as instruções de King (1988), que mede a pressão necessária para perfurar um círculo de 2mm de diâmetro na lâmina foliar (Figura 6). Em cada folha foram realizadas 3 medidas na região mediana, evitando-se atingir a nervura principal. Para cada folha foi calculada uma média.

3.4.6. Detecção de Compostos Secundários

Foram realizados testes para a detecção dos principais compostos secundários (alcalóides, glicosídeos cianogênicos, saponínicos, cardíacos, taninos condensados e hidrolizáveis) segundo Costa (1972) e também para alcalóides segundo Wagner (1984), com algumas adaptações, conforme descrito a seguir:

Alcalóides

Foram preparados extratos etanólicos 5% a partir de folhas secas e pulverizadas, através de fervura em banho-maria, seguida de filtração. O filtrado foi seco e o resíduo retomado com 3 ml de HCl 1% e filtrado. Gotas do filtrado foram tratadas com reativos para alcalóides (Bertrand, Mayer, Dragendorff, Schleiber, Bouchardat). O aparecimento de precipitado em um ou mais reativos indica a presença de alcalóides na espécie.

Outro teste qualitativo para alcalóides realizado (Wagner, *op. cit.*), consistiu em aplicar uma solução do extrato previamente descrito numa placa de cromatografia de camada delgada em sílica, tendo como solventes hexano - acetona 3:1, clorofórmio - metanol 9:1 e n-butanol - ácido acético - água 4:1:5. Em seguida borrifou-se na placa reagente de Dragendorff, que cora de marrom ou laranja as zonas contendo alcalóides.

Glicosídeos cianogênicos

Cerca de 5 g de folhas frescas e picadas foram aquecidas em erlenmeyer com 100 ml de água destilada e dez gotas de clorofórmio. O tubo foi fechado com rolha, a qual se prendeu um papel picrossódio (previamente mergulhado em picrato de sódio e seco). Após o aquecimento em banho-maria, a mudança de cor do papel, de amarelo para vermelho escuro ou marrom avermelhado, indica a presença de glicosídeo cianogênico.

Glicosídeos saponínicos

Deixou-se ferver, por cinco minutos, 0,1g de folhas previamente secas e pulverizadas em 20ml de água. A seguir foram acrescentadas gotas de carbonato de sódio até que a mistura atingisse pH 7. Após o esfriamento, o extrato foi filtrado e o volume de 50ml completado com água destilada. Cerca de 10 ml do filtrado foi colocado em tubo de ensaio e agitado durante 15 segundos. O

aparecimento de espuma persistente por 15 minutos, de 1 cm ou mais de altura, indica a presença de saponinas no material.

Glicosídeos cardíacos ou cardiotóxicos

As folhas, após secas, foram pulverizadas e 2g desse material foram tratados com 20 ml de álcool 50% e 10 ml de acetato de chumbo e fervidos por 2 minutos. Após resfriamento e centrifugação, o sobrenadante foi agitado por duas vezes, cada uma das quais misturando-se 15 ml de clorofórmio. A seguir, a solução foi filtrada, a fase clorofórmica separada e tratada com sulfato de sódio anidro, seguindo-se filtração. No filtrado, efetuou-se a reação de Keller-Kiliani: 5 ml de solução clorofórmica extrativa e dissolvida em 3 ml de reagente (3 ml de ácido acético e 0,1 ml de cloreto férrico) foi despejada vagarosamente em tubo de ensaio contendo 3 ml de ácido sulfúrico concentrado. O aparecimento de coloração castanho-avermelhada na zona de contato entre os dois líquidos e de azul esverdeado na camada acética indica a presença de glicosídeo cardíaco.

Taninos

Cerca de 1g de folhas previamente secas e pulverizadas, misturado em 20ml de água destilada, foi fervido por 15 minutos e a mistura filtrada. Em seguida, gotas do filtrado foram submetidas à reação com gotas de cloreto férrico 1%. O aparecimento da coloração azul ou verde indica a presença de taninos hidrolizáveis e condensados, respectivamente.

Como nesta técnica a cor verde obtida pela presença de taninos condensados pode mascarar o azul dos taninos hidrolizáveis, procedeu-se a um segundo ensaio: o filtrado teve seu volume completado com água destilada de modo a atingir o volume de 20ml e acrescido de 20ml de formol-ácido clorídrico 2:1. A solução foi fervida por 30 minutos. A formação de solução heterogênea nessa fase indica a presença de taninos condensados. O material foi então filtrado e gotas da solução foram submetidas à reação com cloreto férrico 1%. O aparecimento de coloração azul indica a presença de taninos hidrolizáveis.

3.4.7. Quantificação de taninos

Os taninos foram quantificados de acordo com o método de precipitação de proteínas de Hagerman & Butler (1978). Foram deixados 0,2g de folhas secas e pulverizadas em 5 ml de éter etílico por 15 minutos. O éter foi então descartado, sendo o pó mantido por 15 minutos em 15ml de álcool metílico. Após rápida centrifugação, foram separadas 3 alíquotas (tréplicas de laboratório) de 1 ml de extrato metanólico, às quais foram adicionados 2 ml de solução de albumina bovina e deixados em repouso por 15 minutos. Após centrifugação a 5000 rpm durante 15 minutos, o sobrenadante foi descartado e o precipitado lavado com tampão acetato pH 4. Em seguida, o precipitado foi dissolvido em 4 ml de solução preparada com 1 g de sulfato dodecil de sódio e 5 ml de solução aquosa 5% de trietanolamina. Após o completo desaparecimento do resíduo, foi adicionado 1 ml de cloreto férrico. Foi realizada leitura da absorbância em espectrofotômetro a 510nm após 20 minutos.

Os teores de taninos presentes nas amostras foram obtidos em mg/ml relacionando-se as absorbâncias obtidas com uma curva padrão feita com concentrações conhecidas de ácido tânico.

3.5. Coleta e Análise da Fauna de Insetos

Os insetos foram coletados, a cada mês, de três ramos de cada indivíduo marcado através do envolvimento por saco plástico e agitação. Considera-se que este método de amostragem pode dificultar a captura de insetos muito ágeis. Entretanto, como a maioria dos invertebrados herbívoros são relativamente sedentários, esta técnica é a mais adequada para medidas de tamanho da população e biomassa de invertebrados residentes (Majer & Recher, 1988; Schowalter, 1989 *apud* Schowalter, 1994). Conforme poderá ser verificado nos resultados, insetos bastante ágeis como acridídeos, grilídeos e diversos hemípteros foram amostrados por esse método.

Os insetos foram separados em morfoespécies, contados e identificados, em sua maioria, em nível de família, de acordo com Borror & DeLong (1969). E foram agrupados de acordo com a classificação de Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (1991). Foram consideradas na análise apenas duas categorias de insetos: fauna herbívora e fauna predadora e parasitóide, que incluiu também as aranhas, predadoras encontradas em abundância. Dentre a

fauna herbívora, foi realizada a separação entre mastigadores e sugadores. Insetos detritívoros, onívoros ou com hábito alimentar muito variado, como, por exemplo, membros da ordem Collembola, das famílias Blattidae e Formicidae (com exceção da subfamília Ponerinae, predominantemente predadora), entre outros, não foram considerados no trabalho.

Para cada área foram verificados, para ambas as categorias, o número e porcentagem de indivíduos e morfoespécies, além dos índices mensais e anuais de similaridade de Morisita-Horn entre as áreas (Magurran, 1991).

O índice de Morisita-Horn (C_{mH}) foi obtido pela fórmula

$$C_{mH} = \frac{2 \sum (a_i b_i)}{(da + db) aN \cdot bN}$$

Onde: **aN** = número total de indivíduos na área A;

bN = número total de indivíduos na área B;

a_i = número de indivíduos em i espécies na área A;

b_i = número de indivíduos em i espécies na área B;

da = $\sum a_i^2 / aN^2$ e **db** = $\sum b_i^2 / bN^2$.

3.6. Medidas de Herbivoria

Para as medidas de herbivoria, dois são os métodos mais utilizados, o discreto e o do acompanhamento contínuo. O primeiro consiste em medir a perda foliar de uma determinada quantidade de folhas, num determinado momento, sem considerar seu estado num período anterior. Pelo método contínuo, são realizadas medições contínuas ou de longo prazo, sendo as mesmas folhas monitoradas continuamente sem serem destacadas da planta. Na análise discreta, não é possível saber em que fase do desenvolvimento da folha ocorreu a predação. Segundo Aide (1993), estudos anteriores, baseados no método discreto, subestimaram a herbivoria porque as medidas não incluíam folhas completamente comidas ou que eram abortadas devido a danos nos pecíolos

causados por insetos. A inclusão de folhas totalmente perdidas pode aumentar a estimativa de herbivoria em folhas jovens em 2,4 vezes (Aide, *op. cit.*) e em adultas de 1,6 (Coley, 1992 *apud* Aide, *op. cit.*) a 2,3 vezes (Lowman, 1984 *apud* Aide *op. cit.*). Leoni (1997) e Prette (1998) também compararam os dois métodos e apontaram para uma maior eficiência no monitoramento contínuo. Por todas essas razões, neste trabalho optou-se pelo método de acompanhamento contínuo da herbivoria.

Em cada planta foram marcados três ramos com fios plásticos amarrados próximos ao ápice. As folhas localizadas acima do fio e as de emergência posterior à marcação foram monitoradas por um ano. Sempre que um ramo marcado secava, quebrava-se ou por alguma outra razão ficava totalmente desprovido de folhas, era substituído por outro ramo, preferencialmente apresentando folhas jovens, da mesma planta ou de outra próxima.

A cada três meses foram obtidos os moldes das folhas no campo através do uso de papel heliográfico (Figura 7). Por essa técnica, as folhas são colocadas entre o papel e uma placa de vidro para evitar distorções durante a obtenção dos moldes, a seguir, expostas à luz. Imediatamente é feita a revelação com vapor de amônia, evitando-se que as áreas no papel correspondentes às folhas sejam sensibilizadas pela luz.

Figura 7. Obtenção de molde da folha de *D. vinosum* com papel heliográfico.

Foram realizados dois tipos de análises diferenciados, um para quantificar os danos causados por insetos mastigadores em folhas jovens e adultas, e outro para quantificar os danos causados por insetos sugadores em folhas jovens.

Para a quantificação da herbivoria pelos mastigadores, cada um dos moldes obtidos e papel heliográfico foi levado a um “scanner” e digitalizado com uma resolução de 100 dpi com 256 tons de cinza. As imagens foram então analisadas com o uso do programa SIARCS 3.0 da EMBRAPA, que trabalha em ambiente Windows. O índice de herbivoria foi calculado para cada período compreendido entre dois monitoramentos consecutivos pela fórmula

$$\% \text{ herbivoria} = (\sum \text{área predada} / \sum \text{área total}) \times 100$$

Como o intervalo entre os monitoramentos foi de três meses, a porcentagem de herbivoria obtida foi multiplicada por quatro para se obter a taxa anual de herbivoria.

Nesta espécie observou-se que a folha senescente não cai por inteira de uma só vez, mas sim que os folíolos caem separadamente, alguns antes que outros. Assim, os folíolos perdidos por senescência ou devido à ação de abrasão ou vento foram distinguidos dos perdidos pela herbivoria por desaparecerem por inteiro, restando apenas sua cicatriz na folha. Quando os folíolos haviam sido atacados por herbívoros, sempre acabavam permanecendo na folha ao menos os peciólulos, quando não parte da lâmina foliar.

Em dois períodos de monitoramento percebeu-se um tipo de predação foliar não característico de insetos, uma vez que os folíolos pareciam ter sido abocanhados e puxados, tipo de marca provavelmente provocada por mamíferos ruminantes, possivelmente cervídeos. Perdas foliares causadas deste modo não foram consideradas neste trabalho.

Os dados de herbivoria foram expressos em porcentagem de área perdida e não em área (por exemplo, em cm²) perdida devido a algumas razões:

- (1) A área consumida de uma folha pode aumentar à medida que a folha se expande, mas a proporção removida permanece aproximadamente a mesma (Reichle *et al*, 1993 *apud* Lowman, 1985);

- (2) Uma vez que o tamanho da folha pode variar entre plantas de áreas diferentes, a % de herbivoria é mais útil para comparar os índices de herbivoria entre as fisionomias;
- (3) A maioria dos estudos na literatura estima a herbivoria como porcentagem perdida. Seguindo-se o mesmo procedimento, a comparação com outros trabalhos fica facilitada.

Para a quantificação da herbivoria por insetos sugadores, inicialmente estimou-se, com o uso do programa SIARCS, a área que os folíolos atacados deixaram de expandir em relação aos não atacados quando atingem a fase adulta. Isso porque os pontos da lâmina foliar ainda jovem sugados por esses insetos sofrem necrose e promovem a retorção ou enrugamento da folha à medida que ela se expande. Essa estimativa foi realizada através da fórmula

$$\text{Área perdida (\%)} = (A_s - A_t) / A_s \times 100$$

Onde: **A_s** é a área dos folíolos sadios;

A_t é a área dos folíolos atacados por insetos sugadores.

Em seguida, determinou-se a porcentagem dos folíolos jovens que haviam sido danificados pelos insetos sugadores em relação ao número total de folíolos jovens em cada intervalo de monitoramento.

3.7. Análises Estatísticas

Uma vez que o objetivo foi estudar as variações existentes entre as áreas e não as variações sazonais (mesmo porque estas, na maioria das análises, não apresentaram-se seguindo um padrão nítido), optou-se por agrupar os dados das características foliares de diferentes coletas com a finalidade de simplificar as análises estatísticas.

Tal procedimento apenas não foi adotado na análise de herbivoria de insetos por insetos sugadores, uma vez que a sazonalidade mostrou desempenhar um papel importante sobre esta variável.

Para permitir comparações de uma mesma variável nas diferentes áreas, foram aplicadas análises de variância paramétrica ou não, dependendo da normalidade ou não dos dados. As comparações múltiplas entre grupos de dados foram feitas através do teste de Student-Newman-Keuls nas análises paramétricas e através do teste de Dunn nas análises não paramétricas.

Foram realizados estudos de correlação pelo método de Pearson entre as diversas características foliares analisadas, ou seja, conteúdo de água, de nitrogênio, de celulose, de lignina, dureza e conteúdo de taninos, tanto em folhas jovens como adultas. Também se realizou estudos de correlação entre essas características foliares, além da fauna de insetos, e o número de exemplares da principal espécie herbívora de *D. vinosum*, a porcentagem de folíolos atacados por insetos sugadores, além da porcentagem de herbivoria por insetos mastigadores.

Todas as análises foram realizadas através do programa SigmaStat for Windows Version 1.0.

4. RESULTADOS

4.1. Clima

Na Figura 8 está representada a temperatura média e a precipitação pluviométrica mensal no Município de Santa Rita do Passa Quatro, SP, no período de outubro/1996 a fevereiro/1998.

A temperatura média manteve-se próxima dos 25°C durante a maior parte do ano, sofrendo uma queda no período de abril a agosto. As maiores precipitações ocorreram principalmente de outubro a janeiro e as menores ocorreram em julho, agosto e setembro.

Com base na Figura 8, pode-se considerar o período compreendido entre os meses de outubro a março, como chuvoso, e de abril a setembro, como mais seco, apesar da pluviosidade um pouco mais alta nos meses de maio e junho, respectivamente 118 e 172,6 mm.

Figura 8: Precipitação pluviométrica (mm) e temperatura mensal média (°C) no período de outubro/1996 a fevereiro/1998 no Município de Santa Rita do Passa Quatro, SP.

4.2. Composição Granulométrica e Química do Solo

A Tabela 1 mostra os resultados das análises granulométricas e químicas do solo. O solo do cerradão é significativamente o mais argiloso entre as três áreas, com um valor médio de 15%. No cerrado, o solo possui a menor porcentagem de areia fina e a maior de areia grossa, diferindo significativamente do solo das demais áreas. Em relação à porcentagem de silte, não houve diferença significativa entre as áreas.

Em termos químicos, não houve diferença significativa entre o solo das três áreas para nenhuma das variáveis analisadas.

Tabela 1. Análise granulométrica e química do solo coletado entre 0 e 30 cm de profundidade em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
granulometria			
argila (%)	5,33 ± 0,33 a	6,00 ± 0,58 a	15,00 ± 0,58 b
silte (%)	0,33 ± 0,33 a	0,33 ± 0,33 a	0,00 ± 0,00 a
areia fina (%)	42,00 ± 0,58 a	26,3 ± 3,18 b	39,7 ± 0,33 a
areia grossa (%)	52,3 ± 0,67 a	67,3 ± 3,38 b	45,3 ± 0,88 a
química			
nitrogênio (g/dm ³)	0,08 ± 0,01 a	0,09 ± 0,00 a	0,10 ± 0,02 a
fósforo (mg/dm ³)	2,33 ± 1,33 a	1,00 ± 0,00 a	1,67 ± 0,33 a
potássio (mmol _c /dm ³)	0,50 ± 0,06 a	0,50 ± 0,06 a	0,60 ± 0,06 a
matéria orgânica (g/dm ³)	20,67 ± 4,18 a	19,00 ± 1,73 a	24,70 ± 4,26 a
alumínio (mmol _c /dm ³)	10,40 ± 1,44 a	9,20 ± 1,10 a	11,90 ± 1,28 a
pH (CaCl ₂)	3,77 ± 0,09 a	3,73 ± 0,07 a	3,73 ± 0,09 a

Valores médios seguidos do erro padrão médio; n = 3. Valores seguidos por letras iguais na mesma linha não diferem entre si (P ≥ 0,05). Análise de Variância - Método de Student-Newman-Keuls.

4.3. Características da Planta

4.3.1. Teor de Água

Nas três fisionomias, o teor de água apresentou-se maior nas folhas jovens em relação às folhas adultas, com diferença significativa ($P < 0,0001$, teste de Mann-Whitney).

As folhas jovens e adultas do campo cerrado mostraram os menores teores de água, 65,3 e 55,1% do peso seco, respectivamente (Tabela 2 e Figura 9).

As folhas do cerrado e cerradão apresentaram maior hidratação, com valores de 70,7 e 61,9% respectivamente nas folhas jovens e adultas do cerrado e de 68,2 e 61% nas do cerradão.

Tabela 2. Teor de água (% do peso seco) em folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
folhas jovens	65,3 a	70,7 b	68,2 b
folhas adultas	55,1 a	61,9 b	61,0 b

Valores seguidos por letras iguais na mesma linha não diferem entre si ($P \geq 0,05$). Análise de Variância de Kruskal -Wallis - Método de Dunn; $n = 12$.

Figura 9. Teor de água (% do peso seco) em folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

4.3.2. Nitrogênio

Folhas jovens apresentaram o maior teor de nitrogênio com diferença significativa em relação às adultas ($P < 0,05$, teste t).

As folhas jovens do campo cerrado apresentaram menor teor de nitrogênio (1,88% do peso seco) em relação às folhas jovens coletadas no cerrado e cerradão, cujos valores foram de 2,29 e 2,54%, respectivamente.

Do mesmo modo que as folhas jovens, as folhas adultas amostradas no campo cerrado também mostraram-se menos nitrogenadas (1,32% do peso seco) que as folhas adultas das demais áreas. No cerrado as folhas apresentaram 1,77% e no cerradão, 1,92% do peso seco em nitrogênio.

Tabela 3. Teor de nitrogênio (% do peso seco) de folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
folhas jovens	$1,88 \pm 0,11$ a	$2,29 \pm 0,11$ b	$2,54 \pm 0,12$ b
folhas adultas	$1,32 \pm 0,05$ a	$1,77 \pm 0,07$ b	$1,92 \pm 0,10$ b

Valores médios seguidos do erro padrão da média. Valores seguidos por letras iguais na mesma linha não diferem entre si ($P \geq 0,05$). Análise de Variância - Método de Student-Newman-Keuls; $n = 12$.

Figura 10. Teor de nitrogênio (% do peso seco) em folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

4.3.3. Celulose e Lignina

A área específica de folhas jovens foi significativamente maior que a de folhas adultas apenas no cerrado.

A área específica variou entre as fisionomias tanto em folhas jovens como em adultas (Tabela 4), sendo menor nas coletadas no campo cerrado, intermediária nas coletadas no cerrado e maior nas folhas do cerrado. Ou seja, é necessária uma maior área foliar para obter-se 1grama (em peso seco) de folhas do cerrado do que do campo cerrado e do cerrado.

Tabela 4. Área específica (cm²) de folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
folhas jovens	83,4 ± 3,03 a	133,4 ± 11,21 b	109,1 ± 3,29 c *
folhas adultas	61,0 ± 8,85 a	103,1 ± 5,88 b	81,2 ± 9,16 ab *

Valores médios seguidos do erro padrão da média. Valores seguidos por letras iguais na mesma linha não diferem entre si ($P \geq 0,05$). Análise de Variância - Método de Student - Newman - Keuls, $n = 3$. * indica diferença significativa entre folhas jovens e adultas ($P < 0,05$) - Teste t.

Em todas as fisionomias, os valores de celulose foram significativamente maiores em folhas adultas ($P < 0,0001$, teste de Mann-Whitney).

As maiores quantidades de celulose em folhas jovens foram observadas no campo cerrado (1,57mg/cm²) e cerradão (1,56mg/cm²). As menores quantidades, por outro lado, foram observadas no cerrado (1,31mg/cm²) (Tabela 5 e Figura 11).

Em relação às folhas adultas, os maiores valores também foram observados no campo cerrado (2,38mg/cm²) e cerradão (2,46mg/cm²) e os menores, também no cerrado (1,94mg/cm²).

Tabela 5. Teor de celulose (mg/cm²) de folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
Folhas jovens	1,57 a	1,31 b	1,56 a
folhas adultas	2,38 a	1,94 b	2,46 a

Valores seguidos por letras minúsculas iguais na mesma linha não diferem entre si ($P \geq 0,05$). Análise de Variância de Kruskal-Wallis - Método de Dunn; n = 12.

Figura 11. Teor de celulose (mg/cm²) em folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

Os valores de lignina foram significativamente maiores em folhas adultas do que em folhas jovens ($P < 0,0001$, teste de Mann-Whitney).

Em folhas jovens, os teores de lignina foram maiores no campo cerrado (1,74 mg/cm²), intermediários no cerradão (1,47 mg/cm²) e menores no cerrado (1,09 mg/cm²) (Tabela 6 e Figura 12).

Entre as folhas adultas, as do campo cerrado (2,29mg/cm²) mostraram-se mais lignificadas que as folhas das demais áreas. Os valores das folhas do cerrado foram de 1,46 mg/cm² e os do cerradão foram de 1,72 mg/cm².

Tabela 6. Teor de lignina (mg/cm^2) de folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
folhas jovens	1,74 a	1,09 b	1,47 ab
folhas adultas	2,29 a	1,46 b	1,72 b

Valores seguidos por letras minúsculas iguais na mesma linha não diferem entre si ($P \geq 0,05$). Análise de Kruskal-Wallis - Método de Dunn; $n = 12$.

Fig. 12. Teor de lignina (mg/cm^2) em folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

4.3.4. Dureza Foliar

Em todas as fisionomias, os valores de dureza foram significativamente maiores em folhas adultas ($P < 0,0001$, teste de Mann-Whitney).

As folhas jovens do campo cerrado e cerrado apresentaram os maiores valores de dureza, 14,75 e 14,96 mmHg/mm^2 , respectivamente. No cerradão as folhas mostraram-se menos duras (7,85 mmHg/mm^2) (Tabela 7 e Figura 13).

As folhas adultas mais duras foram as amostradas no campo cerrado (44,2 mmHg/mm^2). Os valores de dureza em folhas do cerrado e cerradão foram próximos, 24,6 e 22,7 mmHg/mm^2 , respectivamente.

Tabela 7. Dureza (mmHg/mm²) de folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
folhas jovens	14,75 a	14,96 a	7,85 b
	n = 295	n = 211	n = 259
folhas adultas	44,2 a	24,6 b	22,7 b
	n = 396	n = 399	n = 390

Valores seguidos por letras minúsculas iguais na mesma linha não diferem entre si ($P \geq 0,0001$). Teste de Variância de Kruskal-Wallis - Método de Dunn; n = 12.

Figura 13. Dureza (mmHg/mm²) em folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

4.3.5. Análises Qualitativas

Para todas as coletas, foi detectada a presença de saponinas e de taninos condensados. Os resultados também foram positivos para o teste de detecção de alcalóides de Costa (1972), em que ocorreu precipitação do filtrado da planta com o reagente Dragendorff. Entretanto, o teste de Wagner (1984), realizado com o mesmo reagente em placa de cromatografia, acusou a ausência deste composto.

Não foram detectados glicosídeos cianogênicos e glicosídeos cardiotoxícos.

4.3.6. Taninos

Nas três fisionomias, a porcentagem de taninos apresentou-se maior nas folhas adultas em relação às jovens ($P < 0,05$, teste t).

Os valores de taninos em folhas jovens não diferiram entre as áreas. Representaram 2,02 % do peso seco das folhas do campo cerrado, 2,57% das folhas do cerrado e 2,67% das folhas do cerradão (Tabela 8 e Figura 14).

Entre as folhas adultas, os valores de tanino foram maiores no cerrado (4,07%) e cerradão (3,81%) em relação ao campo cerrado (2,60%).

Tabela 8. Teor de taninos (% do peso seco) de folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
folhas jovens	$2,02 \pm 0,15$ a	$2,57 \pm 0,20$ a	$2,67 \pm 0,24$ a
folhas adultas	$2,60 \pm 0,22$ a	$4,07 \pm 0,39$ b	$3,81 \pm 0,29$ b

Valores médios seguidos do erro padrão da média. Valores seguidos por letras minúsculas iguais na mesma linha não diferem entre si ($P \geq 0,05$). Análise de Variância - Método de Student -Newman -Keuls; $n = 12$.

Figura. 14 Teor de taninos (% do peso seco) em folhas jovens e adultas de *D. vinosum* coletadas em três fisionomias de cerrado.

4.4. Insetos e Outros Artrópodos

4.4.1. Riqueza

Nas Tabelas 9 e 10 são apresentadas as morfoespécies agrupadas em famílias (insetos) e ordens (outros artrópodos) coletadas no período de estudo.

Entre os herbívoros, as ordens são praticamente as mesmas em todas as fisionomias – Orthoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera e Thysanoptera -, sendo que o maior número de morfoespécies encontradas pertencem às ordens Hemiptera e Coleoptera, respectivamente (Figura 15).

Hemiptera e Coleoptera também apresentam o maior número de famílias e, entre estas, Cicadellidae, Chrysomelidae e Curculionidae apresentam o maior número de morfoespécies (Tabela 9).

Embora os curculionídeos não costumem explorar folhas, mas sim caules, botões florais, frutos e sementes, foram aqui considerados por se enquadrarem na definição de herbívoros dada por Strong *et al.* (1984). Do mesmo modo, os exemplares da espécie *Guayaquila xiphias* não foram observados explorando tecido foliar, mas sim a região caulinar de meristemas apicais (Figura 17).

Em Hemiptera, todas as ninfas cujas famílias não puderam ser determinadas pertencem à subordem Auchenorrhyncha, sabidamente fitófaga.

As duas morfoespécies de Thysanoptera correspondem às formas imatura e adulta (Figura 18) de uma mesma espécie, *Liothrips didymopanax*. Igualmente, ambas as morfoespécies de *Guayaquila xiphias* correspondem à ninfa e ao adulto.

O número total de morfoespécies herbívoras praticamente não diferiu entre as três áreas (Tabela 9). Em relação aos predadores e parasitóides, os valores totais também foram próximos, embora crescentes no sentido campo cerrado → cerrado (Tabela 10).

Tabela 9. Número total de morfoespécies (S) e de indivíduos (N) artrópodos herbívoros coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado		cerrado		cerradão		total	
	S	N	S	N	S	N	S	N
mastigadores								
Orthoptera								
Acrididae	2	4	1	1	1	1	2	6
Gryllidae	1	2	1	1	1	2	1	6
Proscopiidae	1	1	0	0	1	1	1	2
Coleoptera								
Cerambycidae	1	2	0	0	0	0	1	2
Chrysomelidae	8	15	15	32	7	21	16	68
Curculionidae	7	7	5	29	4	17	9	53
Elateridae	1	5	0	0	0	0	1	5
Scarabaeidae	0	0	0	0	1	1	1	1
Tenebrionidae	1	1	1	1	1	1	2	3
Lepidoptera								
Geometridae	0	0	1	4	1	2	1	6
larvas não identificadas	3	4	2	4	4	28	6	36
sugadores								
Hemiptera								
Acanoliniidae	0	0	0	0	1	1	1	1
Aphididae	1	2	2	4	2	11	2	17
Coreidae	0	0	0	0	1	1	1	1
Cicadellidae	10	13	8	12	9	10	20	35
Corimelaenidae	0	0	2	4	1	2	2	6
Coriscidae	2	4	1	1	0	0	3	5
Corizidae	1	2	1	1	1	1	1	4
Diaspidae	0	0	1	2	0	0	1	2
Lygaeidae	0	0	2	2	1	1	2	3
Membracidae	3	6	0	0	2	8	3	14
<i>Guayaquila</i> <i>xiphias</i>	2	35	0	0	2	63	2	98
Miridae	1	1	1	1	0	0	1	2
Pentatomidae	1	1	0	0	2	2	3	3
Psyllidae	1	2	1	41	1	5	1	48
Tingidae	0	0	2	2	2	3	3	5
Tropiduchidae	1	3	0	0	0	0	1	3
ninfas não identificadas	10	77	15	34	14	57	36	168
Thysanoptera								
Phlaeothripidae								
Liothrips didymopanacis	2	567	2	43	2	456	2	1066
total	60	754	64	219	62	695	125	1669

Tabela 10. Número de morfoespécies (S) e de indivíduos (N) artrópodos predadores e parasitóides coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado		cerrado		cerradão		total	
	S	N	S	N	S	N	S	N
predadores								
Mantodea								
Mantidae	1	3	0	0	1	1	2	4
Hemiptera								
Anthocoridae	1	10	0	0	2	6	2	16
Reduviidae	1	1	0	0	0	0	1	1
Neuroptera								
Chrysopidae	1	1	2	4	2	5	3	10
Hemerobiidae	0	0	0	0	1	1	1	1
Coleoptera								
Carabidae	0	0	0	0	1	1	1	1
Cleridae	0	0	0	0	1	1	1	1
Coccinellidae	0	0	1	8	1	36	1	44
Histeridae	1	1	0	0	0	0	1	1
Staphylinidae	0	0	1	1	0	0	1	1
Diptera								
Syrphidae	1	2	0	0	0	0	1	2
Hymenoptera								
Formicidae – Ponerinae	2	2	0	0	1	1	2	3
Araneae	24	107	39	162	26	269	45	538
parasitóides								
Hymenoptera								
Braconidae	3	3	1	2	5	6	6	11
Chalcidoidea	7	7	6	6	17	21	27	34
Eucharitidae	1	1	0	0	0	0	1	1
Dryinidae	0	0	1	1	0	0	1	1
Total	43	138	51	187	58	348	97	970

Os predadores no campo cerrado são representados pelas ordens Mantodea, Hemiptera, Neuroptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera e Araneae.

No cerrado, entretanto, não foram encontrados mantódeos, hemípteros, dípteros, nem himenópteros predadores. No cerradão, não foram encontrados dípteros predadores. Em todas as áreas, contudo, a maior parte das morfoespécies é representada por aranhas (Tabela 10 e Figura 16).

Figura 15. Porcentagem do número de espécies pertencentes às ordens de insetos herbívoros coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

Figura 16. Porcentagem do número de espécies pertencentes às ordens de artrópodos predadores/parasitóides coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

Em todas as fisionomias os parasitóides são, em sua grande maioria, braconídeos e calcidóideos, todos da ordem Hymenoptera.(Tabela 10)

Ao longo do ano, o número de morfoespécies herbívoras variou em todas as áreas (Figura 19), sem um padrão nítido.

Figura 17. Exemplar adulto de *G. xiphias* e seus ovos sendo atendidos por formigas do gênero *Camponotus* em *D. vinosum*.

No campo cerrado encontrou-se maiores quantidades de morfoespécies herbívoras ou fitófagas nos meses de abril e maio (seca) e em dezembro (época chuvosa).

No cerrado, por sua vez, foi amostrado um maior número de morfoespécies nos meses de março, setembro, novembro e dezembro.

No cerradão os valores aumentaram progressivamente a partir de junho até atingir seu máximo em setembro (seca), depois do qual declinaram. Voltaram a subir em janeiro e fevereiro (chuva).

Entre os predadores também ocorreram variações (Figura 20). No campo cerrado ocorreram pequenos aumentos no número de morfoespécies nos meses de maio, coincidindo com o aumento no número de morfoespécies herbívoras e em julho, permanecendo inferior às demais áreas nos meses posteriores.

O cerrado apresentou seus maiores valores em abril, junho e principalmente setembro e outubro, fim da estação seca.

Figura 18. Exemplar adulto de *L. didymopanacis*.

Os maiores valores, entretanto, concentraram-se no cerradão em maio e, principalmente, a partir de setembro, época em que foram verificados também os maiores valores para herbívoros.

Figura 19. Variação do número de morfoespécies de artrópodos herbívoros coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

Figura 20. Variação do número de morfoespécies de artrópodos predadores e parasitóides coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

4.4.2. Abundância

Em valores absolutos, o maior número de insetos herbívoros foi encontrado no campo cerrado (754), seguido do cerradão (695) e, por último, no cerrado (219) (Tabela 1). Entre os predadores e parasitóides os valores foram de 348 no cerradão, 187 no cerrado e 138 no campo cerrado (Tabela 10).

A única espécie de Thysanoptera, *L. didymopanax*, é responsável pelos maiores valores de abundância relativa entre os herbívoros no campo cerrado (75,3%) e cerradão (65,8%) (Figura 21).

Figura 21. Porcentagem do número de indivíduos pertencentes às ordens de insetos herbívoros coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

Fig. 22. Porcentagem do número de indivíduos pertencentes às ordens de artrópodos predadores/parasitóides coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

No cerrado sua participação também é alta (20%), embora inferior a Hemiptera (48,4%) e Coleoptera (27%). Essa maior participação de Coleoptera e Hemiptera no cerrado não significa que o número de indivíduos dessas duas ordens seja maior em relação às outras áreas, mas sim que o número de trips é menor.

Em valores absolutos, foram encontrados 567 trips no campo cerrado, 456 no cerradão e apenas 43 no cerrado (Tabela 9).

A participação de Hemiptera e Coleoptera no campo cerrado (19,5 e 3,7% respectivamente) e no cerradão (23,7 e 5,63% respectivamente) é menor.

Considerando-se apenas os insetos mastigadores, Chrysomelidae foi abundante nas três áreas. No cerrado também destacaram-se os Curculionidae. No cerradão, além de Curculionidae, foi amostrado também um número razoavelmente alto de Lepidoptera.

Orthoptera foi pouco abundante nas três áreas e Lepidoptera também não teve grande participação.

As aranhas, por sua vez, não só contribuíram com o maior número de morfoespécies entre os predadores (Figura 16) como também com a maior abundância relativa da categoria nas três áreas: 77,5% no campo cerrado, 88,0% no cerrado e 77,1% no cerradão (Figura 22).

Em números absolutos, conforme mostra a Tabela 10, foram coletadas 269 aranhas no cerradão e quantidades menores no cerrado e campo cerrado (162 e 107 respectivamente).

No campo cerrado, o número de aranhas é seguido pelo de himenópteros, principalmente parasitóides e pelos hemípteros. Coleoptera, Neuroptera e Mantodea têm uma participação pequena (Figura 22).

No cerrado, após as aranhas, temos os Coleoptera, Hymenoptera e, por último, Neuroptera.

Finalmente, no cerradão, o segundo maior valor é para Coleoptera e, a seguir, Hymenoptera. Neuroptera, Hemiptera e Mantodea têm valores bem inferiores.

A Figura 23 mostra como o número de indivíduos herbívoros varia ao longo do ano, sendo o pico atingido em setembro, fim da estação seca, principalmente no cerradão e também no campo cerrado.

Figura 23. Variação do número de insetos herbívoros coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

A Figura 24, por sua vez, indica que esse pico deve-se principalmente ao aumento do número de trips nessa época, nas três fisionomias, principalmente no cerradão e campo cerrado onde, conforme já mostrado na Figura 21, encontram-se valores de abundância relativa muito altos para esses insetos.

As formas adultas de *L. didymopanax* foram encontradas praticamente o ano todo, principalmente na seca, e em maior quantidade que as formas larvais (Tabela 11). A ocorrência destas, por sua vez, também se concentrou mais no período seco, principalmente no campo cerrado e cerradão.

Figura 24. Variação do número de trips (*Liothrips didymopanax*) coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

Tabela 11. Número de adultos (A) e de larvas (L) de *Liothrips didymopanax* coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

		M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
campo cerrado	(A)	11	20	19	60	54	55	137	97	12	14	07	08
	(L)	01	-	08	03	48	06	03	01	02	-	01	-
cerrado	(A)	01	01	01	01	-	-	19	08	06	01	01	01
	(L)	-	-	-	-	-	-	-	-	01	01	01	-
cerradão	(A)	03	-	01	03	-	18	200	167	15	06	05	02
	(L)	01	-	-	-	01	05	23	01	-	05	-	-

Quando não se considera a participação dos trips, a variação, tanto temporal como espacial, é pequena, com exceção de dois picos no campo cerrado em agosto e dezembro, no cerrado em agosto e no cerradão em fevereiro (Figura 25). Essas variações são resultantes do aumento do número de ninfas de Hemiptera nestas ocasiões.

Interessante observar que, também em setembro, ocorre o maior número de artrópodos predadores e parasitóides no cerradão (Figura 26). Esse grande valor parece dever-se principalmente ao aumento do número de aranhas nessa época do ano (Figura 27).

Figura 25. Variação do número de insetos herbívoros, excluindo-se *Liothrips didymopanax*, coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

Figura 26. Variação do número de artrópodos predadores/parasitóides coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

Um outro pico de predadores no cerradão durante o mês de maio (Figura 26) parece estar relacionado com o número de aranhas nesse mês (Figura 27) e um pico em novembro parece relacionar-se mais com um aumento registrado em novembro para coccinelídeos (Figuras 28 e 29).

Ainda no cerradão, o aumento na abundância em setembro ocorre também para os demais predadores e parasitóides, porém em menor escala (Figura 30).

Figura 27. Variação do número de aranhas coletadas no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

Figura 28. Exemplar adulto de coccinelídeo.

Nas demais áreas, entretanto, não houve grandes variações, embora seja possível notar um pequeno aumento no número de predadores/parasitóides em julho no campo cerrado e em setembro no cerrado (Figura 26), quando aumenta o número de trips (Figura 24). Esse valor alto no campo cerrado é consequência do aumento no número de aranhas (Figura 27) e no cerrado, do maior número de coccinelídeos (Figura 29).

Figura 29. Variação do número de coccinelídeos coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

Figura 30. Variação do número de artrópodos predadores/parasitóides, com exceção de aranhas e coccinelídeos coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

4.4.3. Similaridade

A variação da similaridade entre as áreas durante o ano foi razoavelmente sincronizada tanto no que diz respeito à fauna herbívora como à fauna de predadores e parasitóides (Figura 31e 32).

Para os herbívoros, a similaridade foi alta principalmente no período de setembro a novembro, ou seja, na transição entre a estação seca e a chuvosa (Figura 31).

Nos meses de maio e junho (seca), o cerrado e o cerradão mostraram-se mais similares, mas de agosto a novembro a similaridade foi maior entre o campo cerrado e o cerradão, quando ambas as áreas apresentavam maior abundância de trips (Figura 24).

Em relação aos predadores e parasitóides, os valores de similaridade foram altos em abril (entre 0,75 e 0,9), julho, agosto (fim da seca) e fevereiro (maior que 0,6 nas três áreas) (Figura 32).

Acumulando-se os dados brutos de todos os meses, os ambientes mais similares, em termos de fauna herbívora, são o campo cerrado e o cerradão, com índice de 0,98. A similaridade entre o cerrado e as demais áreas é bem inferior, 0,463 em relação ao campo cerrado e 0,512 em relação ao cerradão (Tabela 12).

No que diz respeito à fauna predadora / parasitóide, todas as áreas foram bem similares, com índices superiores a 0,8.

Figura 31. Variação do índice de Similaridade de Morisita (SM) para insetos herbívoros coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado. cc: campo cerrado; cer: cerrado; crd: cerradão

Figura 32. Variação do índice de Similaridade de Morisita (SM) para artrópodos predadores / parasitóides coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado: cc: campo cerrado; cer: cerrado; crd: cerradão.

Tabela 12. Índice de Similaridade de Morisita acumulado para artrópodos herbívoros e predadores / parasitóides coletados no período de março/1997 a fevereiro/1998 em três fisionomias de cerrado.

	herbívoros	predadores / parasitóides
campo cerrado - cerrado	0,463	0,824
campo cerrado - cerradão	0,980	0,881
cerrado - cerradão	0,512	0,823

4.5. Herbivoria

4.5.1. Herbivoria por Insetos Mastigadores

Os resultados indicam que a herbivoria foliar em *D. vinosum* por insetos mastigadores (Figura 33) é muito baixa, não atingindo a taxa anual de 2% em folhas jovens ou de 5% em folhas adultas. No campo cerrado e cerrado não foi observada diferença entre a herbivoria em folhas jovens e adultas. No cerradão, contudo, a herbivoria foi maior em folhas adultas.

A herbivoria em folhas jovens não diferiu entre as fisionomias, havendo no campo cerrado e cerrado uma taxa anual de 0,58% e no cerradão de 1,63% (Tabela 13 e Figura 34).

Os maiores índices de herbivoria em folhas adultas foram observados no cerradão (4,62%) Não foi encontrada diferenças entre a herbivoria de folhas adultas no campo cerrado (0,8%) e no cerrado (1,79%).

Figura 33. Molde de folha de *D. vinosum* predada por insetos mastigadores.

Tabela 13. Perda de área foliar por herbivoria (% da área total) provocada por insetos mastigadores em folhas jovens e adultas de *D. vinosum* nas diferentes épocas em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
folhas jovens	0,58 ± 0,38 a	0,58 ± 0,47 a	1,63 ± 0,40 a *
folhas adultas	0,80 ± 0,45 a	1,79 ± 1,07 a	4,62 ± 0,99 b *

Valores médios seguidos do erro padrão da média. Valores seguidos por letras iguais na mesma linha não diferem entre si ($P \geq 0,05$). Análise de Variância - Método de Student-Newman-Keuls; n = 4. * indica diferença significativa entre folhas jovens e adultas ($P < 0,05$ - Teste t).

Figura 34. Perda de área foliar por herbivoria (% da área total) provocada por insetos mastigadores em folhas jovens e adultas de *D. vinosum* em diferentes fisionomias de cerrado.

4.5.2. Herbivoria por Insetos Sugadores

Os danos foliares causados por trips ocorreram quando as folhas eram ainda jovens. Esses insetos sugam determinados pontos da folha, causando necrose e retorção da lâmina foliar (Figura 35). Foliolos atacados por trips possuíam, quando adultos, uma área significativamente inferior à de folíolos sadios (Tabela 14). No cerrado, a perda de área em folíolos atacados foi de 16,06 %, a menor entre as três áreas. No campo cerrado foi de 22,31 % e, no cerradão, 27,67%.

O cerradão foi a área onde ocorreu maior ataque aos folíolos, chegando a ser superior a 70% do número total de folíolos amostrados no período de agosto a outubro, época em que os trips são mais abundantes (Tabela 15 e Figura 36).

No campo cerrado também foi encontrado um grande percentual de folíolos atacados, ultrapassando 40% também no período de agosto a outubro. No mesmo período, os folíolos do cerrado tiveram menos de 16% de seus folíolos danificados, o menor percentual entre as três áreas.

Figura 35. Molde de folha de *D. vinosum* atacada por *L. didymopanax*.

Tabela 14. Perda de área foliar (%) dos folíolos atacados por trips (At) em relação aos folíolos sadios (As) em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
As (em cm ²)	13,0 a n = 274	13,7 a n = 199	15,9 a n = 271
At (em cm ²)	10,1 b n = 194	11,5 b n = 57	11,5 b n = 146
$\frac{(As - At)}{As} \times 100$	22,31	16,06	27,67

Valores seguidos por letras iguais na mesma coluna não diferem entre si ($P \geq 0,0001$). Teste de Mann-Whitney.

Tabela 15. Porcentagem do número de folíolos de *D. vinosum* atacados por trips em diferentes épocas em três fisionomias de cerrado.

	campo cerrado	cerrado	cerradão
fevereiro-abril	26,92 n = 208	1,13 n = 265	7,32 n = 601
maio-julho	13,70 n = 73	3,43 n = 175	32,76 n = 348
agosto-outubro	42,33 n = 189	15,29 n = 340	72,97 n = 148
novembro-janeiro	33,19 n = 693	9,76 n = 123	38,62 n = 168

Figura 36. Porcentagem de folíolos jovens de *D. vinosum* atacados por trips em diferentes épocas em três fisionomias de cerrado.

4.6. Correlações entre as Variáveis

Foram realizados estudos de correlação entre as diversas características foliares analisadas, ou seja, conteúdo de água, de nitrogênio, de celulose, de lignina, dureza e conteúdo de taninos, tanto em folhas jovens (Tabela 16) quanto em adultas (Tabela 17). Foi possível verificar que, em ambos os estágios de desenvolvimento, existe uma correlação negativa significativa entre o conteúdo de nitrogênio e dureza e uma correlação positiva significativa entre o conteúdo de nitrogênio e o de taninos.

Além disso, em folhas adultas, existe uma correlação positiva significativa entre conteúdo de nitrogênio e de água, entre celulose e lignina e entre dureza e lignina. Também existe uma correlação significativa e negativa entre água e dureza e entre dureza e conteúdo de taninos. O conteúdo de lignina correlaciona-se negativamente de modo significativo com o conteúdo de água, de nitrogênio e de taninos.

Também foram realizados estudos de correlação entre as várias características das folhas mencionadas acima, além de fauna de insetos, e o número de trips (Tabela 18), a porcentagem de folíolos atacados por trips (Tabela 19) e a porcentagem de herbivoria provocada por insetos mastigadores em folhas jovens (Tabela 20) e adultas (Tabela 21). Nestas análises, apenas foram encontradas correlações positivas significativas entre a porcentagem de folíolos atacados por trips e o número de trips e entre a porcentagem de folhas atacadas por trips e o número de predadores e parasitóides. Não foram encontradas correlações negativas significativas.

Tabela 16. Coeficientes de correlação entre as porcentagens de água, nitrogênio, celulose, lignina, dureza e taninos em folhas jovens de *D. vinosum*.

água – nitrogênio	0,323	nitrogênio – taninos	0,725 *
água - celulose	- 0,129	celulose – lignina	0,481
água - lignina	- 0,344	celulose – dureza	- 0,295
água – dureza	- 0,549	celulose – taninos	- 0,183
água – taninos	0,474	lignina – dureza	- 0,280
nitrogênio – celulose	- 0,323	lignina – taninos	0,026
nitrogênio - lignina	0,136	dureza – taninos	- 0,463
nitrogênio – dureza	- 0,617 *		

* Coeficiente de correlação de Pearson significativo ($P < 0,05$); $n = 12$.

Tabela 17. Coeficientes de correlação entre os valores de água, nitrogênio, celulose, lignina, dureza e taninos em folhas adultas de *D. vinosum*.

água – nitrogênio	0,803 *	nitrogênio – taninos	0,591 *
água - celulose	- 0,352	celulose – lignina	0,629 *
água - lignina	- 0,644 *	celulose – dureza	0,433
água – dureza	- 0,838 *	celulose – taninos	- 0,558
água – taninos	0,278	lignina – dureza	0,641 *
nitrogênio – celulose	- 0,357	lignina – taninos	- 0,632 *
nitrogênio - lignina	- 0,708 *	dureza – taninos	- 0,621 *
nitrogênio – dureza	- 0,930 *		

* Coeficiente de correlação de Pearson significativo ($P < 0,05$); $n = 12$.

Tabela 18. Coeficientes de correlação entre o número de trips e os valores de água, nitrogênio, celulose, lignina, dureza e taninos em folhas jovens de *D. vinosum*, além do número de outros herbívoros e predadores/parasitóides.

água	- 0,534	dureza	0,303
nitrogênio	- 0,252	taninos	- 0,427
celulose	0,169	outros herbívoros	0,057
lignina	0,078	predadores/parasitóides	0,492

* Coeficiente de correlação de Pearson significativo ($P < 0,05$); $n = 12$.

Tabela 19. Coeficientes de correlação entre a porcentagem de folíolos jovens atacados por trips e os valores de água, nitrogênio, celulose, lignina, dureza e taninos em folhas jovens de *D. vinosum*, além do número trips, outros herbívoros e predadores/parasitóides.

água	- 0,546	taninos	- 0,010
nitrogênio	0,089	trips	0,794 *
celulose	0,308	outros herbívoros	0,104
lignina	0,240	predadores/parasitóides	0,627 *
dureza	- 0,020		

* Coeficiente de correlação de Pearson significativo ($P < 0,05$); $n = 12$.

Tabela 20. Coeficientes de correlação entre a porcentagem de herbivoria por insetos mastigadores em folhas jovens e os valores de água, nitrogênio, celulose, lignina, dureza e taninos em folhas jovens de *D. vinosum*, além do número de herbívoros mastigadores e predadores/parasitóides.

água	- 0,020	dureza	- 0,327
nitrogênio	0,213	taninos	0,203
celulose	0,233	herbívoros mastigadores	0,237
lignina	- 0,181	predadores/parasitóides	0,565

* Coeficiente de correlação de Pearson significativo ($P < 0,05$); $n = 12$.

Tabela 21. Coeficientes de correlação entre a porcentagem de herbivoria por insetos mastigadores em folhas adultas e os valores de água, nitrogênio, celulose, lignina, dureza e taninos em folhas adultas de *D. vinosum*, além do número de herbívoros mastigadores e predadores/parasitóides.

água	0,510	dureza	- 0,471
nitrogênio	0,516	taninos	- 0,120
celulose	0,111	herbívoros mastigadores	0,015
lignina	- 0,253	predadores/parasitóides	- 0,370

* Coeficiente de correlação de Pearson significativo ($P < 0,05$); $n = 12$.

5. DISCUSSÃO

5.1. Clima e Solo

Pelos dados climatológicos obtidos para a região, pode-se considerar como chuvoso o período compreendido entre os meses de outubro a março e como seco, o período de abril a setembro. Entretanto, devido às chuvas atípicas que ocorreram principalmente em maio (118mm) e junho (172,6mm), os dados referentes à estação seca podem não ser muito representativos das condições geralmente encontradas nesse período. Os dados relativos a esses meses em 1996 num cerrado em São Carlos, SP, com o mesmo tipo de clima, por exemplo, são bem inferiores, 54,4 e 22,7mm, respectivamente (Leoni, 1997).

Castro (1987), estudando uma área da gleba Pé-de-Gigante muito próxima à considerada neste trabalho como cerradão, verificou que o solo é do tipo latossolo vermelho-amarelo, fortemente ácido e lixiviado, com baixos teores de carbono, nitrogênio e matéria orgânica. Como se mostrou pobre para a maioria dos parâmetros analisados, o autor o enquadrou na condição de oligotrófico, indicando, assim, que sustenta uma vegetação adaptada ao oligotrofismo. O autor considerou, inclusive, que seus resultados contrariam a idéia geral de que solos sob cerradão apresentam uma maior fertilidade.

De fato, em termos de composição química, não foi encontrada nenhuma diferença significativa entre as três áreas fisionomicamente tão distintas. A única diferença é granulométrica, sendo o cerradão o mais argiloso e o cerrado a área com a menor porcentagem de areia fina e a maior de areia grossa.

Segundo Ranzini (1971 *apud* Castro, 1987), nos locais com maior porcentagem de argila, certamente ocorre maior retenção de água do que naqueles onde esta porcentagem é menor. No entanto, segundo Medina & Grohman (1966 *apud* Castro, *op. cit.*) e Wolf (1975 *apud* Castro, *op. cit.*), uma maior quantidade de argila determina também uma menor quantidade de água disponível para a planta.

Silva Jr *et al.* (1987) estudaram as relações entre parâmetros químicos e físicos do solo e a vegetação de cerrado na Estação Florestal Experimental de Paraopeba. Para o crescimento da espécie *Eugenia dysenterica* as características físicas do solo assumiram maior importância do que as características químicas. Altos teores de alumínio foram considerados, por estes autores, de menor importância na determinação das variações fisiológicas da vegetação de cerrado.

Em trabalhos mais recentes, têm sido encontrados dados não concordantes com a hipótese de Goodland (1971), segundo a qual existe uma forte correlação negativa entre biomassa e alumínio no solo em áreas de cerrado. Medeiros (1983 *apud* Silva Jr., 1987) e Ribeiro (1983, *apud* Silva Jr. *op. cit.*), por exemplo, constataram que solos de cerrado apresentam saturação de Al maior que aquelas de solo de cerrado.

Batista (1988 *apud* Silva, 1996) mostrou, por sua vez, que os fatores do solo que mais influenciam na quantidade de espécies vegetais são o pH, zinco, boro, alumínio, areia fina e silte.

Portanto, os dados obtidos, juntamente com observações em outros trabalhos, evidenciam que a hipótese de Goodland (1971) não se aplica a algumas áreas de cerrado *sensu lato*. Este é o caso da ARIE Pé-de-Gigante, para a qual os resultados encontrados na análise de solos apontam para a ausência de gradiente por deficiência de nutrientes ao longo das áreas estudadas.

5.2. Características da Planta

O resultado positivo para o teste de detecção de alcalóides (Costa, 1972) e negativo para o teste de Wagner *et al.* (1984) deve ser tratado com cautela, pois no primeiro ensaio, a precipitação do filtrado da planta pode ocorrer devido a outros constituintes de natureza química diferente, como protídeos, glicosídeos e taninos. Além disso, a família Araliaceae é considerada não alcaloídica (Cronquist, 1981). Este autor considera também que os taninos não são característicos da família. No entanto, taninos condensados não só foram detectados em *D. vinosum*, como também foram quantificados, o que vem

confirmar a tendência das espécies de cerrado a investir em defesas quantitativas, mesmo quando estas defesas não são comuns às espécies das famílias às quais pertencem. Ainda, os taninos não são comuns apenas em plantas de cerrado. Aproximadamente 80% das espécies de dicotiledôneas lenhosas perenes que existem atualmente, em diferentes habitats, contêm taninos (Bate-Smith & Metcalf, 1957 *apud* Rhoades, 1979; Rhoades & Cates, 1976). As saponinas detectadas, por sua vez, têm grande ocorrência no grupo e são triterpenóides (Cronquist, 1981), podendo ser consideradas como defesas qualitativas.

Ensaio fitoquímico realizado por Silva *et al.* (1976) em folhas, raízes e caules de diversas espécies de cerrado também detectaram saponinas e taninos em *D. vinosum*. Esses autores também realizaram testes que apontaram a ausência de mucilagem, flavonóides, cumarinas, antraderivados, alcalóides, óleos essenciais, triterpenóides e óleos resinas.

Conforme amplamente mencionado na literatura, folhas adultas mostram-se normalmente mais duras (Feeny, 1970; Loyola Jr & Fernandes, 1993; Fowler, 1984), mais taniníferas (Feeny, 1970; Leoni, 1997), com mais celulose (Coley, 1983) e lignina e com menores teores de água (Feeny, 1970; Potter & Kimmerer, 1989; Loyola Jr & Fernandes, 1993; Coley, 1983; Leoni, 1997) e de nitrogênio (Feeny, 1970; Potter & Kimmerer, 1989; Coley, 1983; Leoni, 1997) em relação às jovens. Todos estes padrões foram também observados em *D. vinosum*. Assim, a idade tem influência marcante sobre as características foliares.

A dureza das folhas é determinada por propriedades da epiderme e de algumas células que formam uma parede espessa imediatamente abaixo dela, por exemplo, a hipoderme ou feixes de fibras, que podem ser lignificados ou não (Juniper & Jeffree, 1983).

Dentre as fibras, as esclerenquimáticas são as principais responsáveis pela maior dureza das folhas esclerófilas (Lucas *et al.*, 1991 *apud* Turner *et al.*, 1993). De fato, em folhas adultas foi encontrada correlação positiva entre dureza e conteúdo de ligninas. Embora não tenha sido encontrada relação entre dureza e conteúdo de celulose, importante constituinte das paredes celulares, a deposição desta acompanha a de lignina, conforme mostra a correlação positiva entre ambas.

Redutores de digestibilidade ou defesas quantitativas incluindo fibras, ligninas, sílica, taninos, óleos, ceras e resinas geralmente têm sua concentração aumentada com a idade da folha e podem torná-la menos susceptível ao ataque por diminuírem sua digestibilidade. O mesmo não ocorre em relação às defesas qualitativas ou toxinas (Scriber & Slansky Jr., 1981).

Desse modo, considerando-se as características analisadas, as folhas jovens de *D. vinosum* parecem ser muito mais atrativas para os herbívoros do que as folhas adultas. Porém, as folhas jovens possuem também uma grande quantidade de tricomas na superfície inferior, além de saponinas que, por serem defesas qualitativas, possivelmente ocorrem em maior concentração nas mesmas.

Apesar da aparente ausência de um gradiente de estresse nutricional ao longo da área trabalhada, foi possível verificar diferenças nas características analisadas, entre folhas coletadas em diferentes fisionomias.

O conteúdo de água é menor nas folhas do campo cerrado e maior nas do cerrado e cerradão. Em relação a outras espécies de cerrado como, por exemplo, *Byrsonima intermedia* e *Heteropteris byrsonimaefolia* (Malpighiaceae), estudadas por Leoni (1997), as folhas jovens de *D. vinosum* têm valores de conteúdo de água próximos, variando entre 65,3 e 70,7% do peso seco, enquanto que em *B. intermedia* e *H. byrsonimaefolia* foram encontrados valores de 65,61 e 71,7%, respectivamente. Comparando-se as folhas adultas, *D. vinosum*, com valores de 55,1 a 61%, mostrou conteúdo de água próximo ao encontrado em *B. intermedia* (53, 47 a 59, 89%) e maior que o de *H. byrsonimaefolia* (40,43 a 48, 79%).

O conteúdo de nitrogênio também foi menor no campo cerrado e maior no cerrado e cerradão, correlacionando-se positivamente com o teor de água nas folhas adultas. Prette (1998) também encontrou correlação positiva entre os teores de água e nitrogênio em *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), uma espécie de cerrado, assim como Leoni (1997) nas duas espécies da família Malpighiaceae citadas anteriormente. O conteúdo de nitrogênio é semelhante ao encontrado em *B. intermedia* e *H. byrsonimaefolia* (Leoni, *op. cit.*). Em *D. vinosum*, as folhas jovens possuem teor de nitrogênio entre 1,88 e 2,54% do peso seco, enquanto que as de *B. intermedia* e de *H. byrsonimaefolia* apresentaram valores um pouco maiores, 2,77 e 3,1% do peso seco, respectivamente. Nestas duas espécies, o teores em folhas adultas foram de 1,64 e 2,14, respectivamente, enquanto que as folhas de *D. vinosum* possuem valores entre 1,32 e 1,92% do peso seco.

Outros fatores, além das características do solo, podem influenciar as características nutritivas das plantas, tais como luminosidade, disponibilidade de água e mesmo a atuação de herbívoros. Moore *et al.* (1988) verificaram diferença significativa de conteúdo de água e de nitrogênio entre folhas de *Malus diversifolia* e de *Alnus rubra* expostas ao sol e à sombra. As folhas de ramos sombreados possuíam maior teor de água e menor de nitrogênio em relação às expostas ao sol.

Entre as três áreas estudadas, é, sem dúvida, no campo cerrado que ocorre maior incidência de luz sobre as plantas. No cerrado e cerradão, *D. vinosum* ocupa o sub-bosque sombreado e, embora a luminosidade não tenha sido quantificada, as plantas do cerradão recebem mais luz que as do cerrado por situarem-se preferencialmente em pequenas clareiras. Assim, embora os resultados de conteúdo de água coincidam com os resultados de Moore *et al.* (*op. cit.*), o mesmo não ocorre em relação ao nitrogênio, cujos valores são maiores justamente nas áreas com menor luminosidade.

A deposição de celulose é maior em folhas do campo cerrado e cerradão e menor no cerrado. A deposição de lignina é maior em folhas do campo cerrado. As folhas adultas mostram-se menos duras no cerrado e cerradão em comparação ao campo cerrado. Nas folhas jovens, a dureza é menor principalmente no cerradão.

Com relação ao investimento em taninos, os mais baixos níveis são encontrados nas folhas adultas do campo cerrado e os maiores, nas do cerrado e cerradão. Em folhas jovens não foi observada diferença nos teores deste composto, o que mostra que seu acúmulo ocorre principalmente em estágios mais avançados do desenvolvimento foliar. O conteúdo de taninos em folhas adultas de *D. vinosum* (entre 2,60 e 3,81% do peso seco) é inferior ao encontrado por Leoni (1997) em *B. intermedia* e *H. byrsonimaefolia*, que variou de 5,21 a 7,79 e de 17,31 a 20,39% do peso seco, respectivamente.

A luminosidade também pode exercer efeito considerável nos níveis de compostos fenólicos, tais como taninos e ligninas, estas últimas desempenhando importante papel na dureza do tecido. Dudt & Shure (1994), trabalhando com uma espécie intolerante ao sombreamento, encontrou correlação positiva entre luz e compostos fenólicos.

D. vinosum aparenta ser uma espécie adaptada à alta exposição à luz, pois embora vários espécimes ocorram no sub-bosque sombreado, os indivíduos que crescem no campo cerrado, bem iluminado, são os que produzem maior número de ramos e folhas, ou seja, demonstram maior vigor. Assim, poderia ser esperado um comportamento semelhante ao da espécie estudada por Dudt & Shure (*op. cit.*). Isto ocorreu em relação à deposição de lignina, que foi maior no campo cerrado, mais ensolarado, e menor no cerrado, onde ocupa o sub-bosque, mais sombreado. Entretanto, não foi observado este comportamento em relação aos taninos.

Bryant (1987), num experimento com *Salix alaxensis*, demonstrou que as concentrações de compostos fenólicos geralmente são reduzidas, tanto pelo sombreamento quanto pela fertilização do solo, e que as plantas que se desenvolviam nestas condições eram preferidas pelos animais herbívoros.

Diversos pesquisadores observaram que a massa específica foliar e o conteúdo de nitrogênio são maiores em plantas que crescem em altos níveis de luminosidade (Langenheim *et al.*, 1984 e outros, *apud* Denslow *et al.*, 1990). Denslow *et al.* (*op. cit.*), estudando plantas heliófitas, encontraram resultados que indicam que, num dado nível de disponibilidade de nutrientes, tanto o crescimento como a síntese de compostos fenólicos são influenciados primariamente pela disponibilidade de carboidratos proporcionada pela fotossíntese. Entretanto, numa espécie tolerante à sombra ocorreu declínio de fenóis em níveis maiores de luminosidade.

Na literatura há indícios de que o déficit de água pode tanto provocar um aumento quanto uma diminuição de vários compostos fenólicos (Gershenzon, 1984). Segundo Horner (1990), isso é reflexo de uma relação não linear entre o efeito do déficit de água na assimilação de carbono e no crescimento da planta. Ainda de acordo com este autor, o ganho de carbono pela planta não é tão sensível a déficits de água quanto o crescimento. Assim, em caso de déficits de água não acentuados, há uma redução de crescimento, enquanto que a taxa de obtenção de carbono pouco se altera. Quando as concentrações de carboidratos excedem a quantidade usada para o crescimento, a produção de compostos secundários não nitrogenados pode aumentar. Conforme o déficit aumenta, o ganho de carbono também é reduzido. Com isso, o carbono pode ser

preferencialmente utilizado na produção de metabólitos primários e, desse modo, a produção de compostos secundários pode diminuir.

Entretanto, como não foi mensurada a disponibilidade de água para a planta, torna-se difícil estabelecer qualquer relação entre o investimento em taninos e ligninas e possíveis déficits hídricos.

De qualquer modo, o que parece ocorrer é um equilíbrio entre os vários tipos de investimento em defesa nas diversas áreas, pois as folhas das plantas do cerrado e cerrado, que possuem maiores níveis de água e nitrogênio e menores de lignina, celulose e dureza (sendo assim mais atrativas), protegem-se com maior investimento em taninos.

5.3. Artrópodos Associados

O principal inseto herbívoro de *D. vinosum* é o tisanóptero *Liothrips didymopanax* (Del-Claro & Mound, 1996), que parece ser restrito a essa espécie vegetal. Há registro desse inseto também numa área de cerrado em Mogi-Guaçu, onde se destacou também o homóptero *Guayaquila xiphias* (Del-Claro, 1995). Além destas duas espécies, muitas outras de hábito fitófago foram coletadas (Tabela 9). No entanto, não é possível afirmar se todas elas utilizam *D. vinosum* como fonte alimentar.

Os trips alimentam-se principalmente nos primórdios foliares e folhas jovens, o que modifica a arquitetura da planta hospedeira, cujas folhas tornam-se dobradas e /ou retorcidas. Os trips abrigam-se no interior dessas dobras, sugando a superfície superior. Esse comportamento provavelmente beneficia o inseto por lhe proporcionar proteção contra predadores, particularmente formigas (Del-Claro & Mound, 1996)

L. didymopanax, entretanto, foi encontrada em abundância apenas no campo cerrado e cerrado. Embora indivíduos desta espécie tenham sido encontrados no campo cerrado em todas as coletas, foram mais abundantes durante toda a estação seca no campo cerrado e no final da estação seca no cerrado.

Na área estudada por Del-Claro & Mound (*op. cit.*), esses insetos são mais abundantes no final da estação seca, quando a planta tem uma maior produção de folhas. Ainda, segundo esses autores, a larva é mais comum entre junho e outubro, vivendo em grupos com os adultos nas dobras das folhas jovens e, provavelmente, descendem dos poucos adultos existentes nos meses anteriores. Desse modo, a disponibilidade de uma maior quantidade de folhas jovens parece ser de grande importância na ecologia populacional desses fitófagos, conforme observado por White (1969) que, estudando psilídeos em *Eucalyptus fasciculata*, conclui que a forte correlação entre a flutuação de populações destes insetos e o clima deve-se primariamente ao efeito deste último sobre as plantas hospedeiras do que sobre os insetos. Assim, as condições climáticas ou sazonais do final do período seco estimulariam *D. vinosum* a produzir novos ramos, o que possibilitaria o aumento da população de *L. didymopanacis*.

Os danos causados por trips podem resultar na morte do meristema apical da planta, levando ao desenvolvimento de ramos laterais. Em alguns casos, a destruição dos meristemas pode levar a planta hospedeira à morte (Del-Claro & Mound *op. cit.*).

Guayaquila xiphias Fabr., membracídeos vivem em agrupamentos nos ramos apicais da planta, onde predominam ninfas de vários instares, além de alguns adultos, formam agrupamentos apenas numa pequena parte da população de *D. vinosum*. Del-Claro (1995) encontrou-os apenas em 14,16% dos indivíduos estudados num cerrado *sensu stricto* em Mogi Guaçu, SP. Assim, nas coletas em que alguma planta infestada é amostrada, esses insetos são coletados em abundância, enquanto que na maioria das outras coletas praticamente não aparecem.

Del-Claro (1995) observou que *G. xiphias* predomina em áreas abertas de cerrado. Seria interessante verificar se isso também é reflexo de uma influência direta das condições microclimáticas sobre as características estruturais ou químicas da planta. Aparentemente, a disponibilidade de ramos jovens parece ser crucial. Exemplares de *G. xiphias* foram coletados no campo cerrado e cerradão, tendo sido também observados em plantas da borda do cerrado, ou seja, em todas as fisionomias, apesar das diferenças nutricionais e de defesa da planta. Em todas estas situações, as plantas habitam locais mais ou menos ensolarados, tanto que no cerrado, onde os indivíduos do sub-bosque parecem

receber a menor quantidade de luz entre as três áreas, foi observado apenas em plantas da borda, não utilizadas para coleta, nas quais um maior número de ramos e de folhas podem ser observados. Dansa & Rocha (1992), por exemplo, encontraram relação positiva e significativa entre o número de espécimes desses membracídeos e o número de ramificações de *D. vinosum*.

Ainda segundo esse autor, uma vez que as formigas tendem a ser agressivas com outros artrópodos que visitam as plantas ocupadas por membracídeos, isso pode resultar em proteção da planta contra outros potenciais herbívoros. A frequência de potenciais herbívoros e de danos por herbivoria no meristema apical de ramos habitados por *G. xiphias* foi significativamente menor do que em meristemas de ramos da mesma ou de outra planta que não possuíam esses insetos (Dansa & Rocha, 1992).

Embora no presente trabalho apenas tenham sido consideradas as formigas estritamente predadoras, pôde-se observar que nos agrupamentos de *G. xiphias* também aparecia grande quantidade de formigas, principalmente as do gênero *Camponotus*, também encontradas por Del-Claro (1995) e Dansa & Rocha (1992) no cerrado de Mogi-Guaçu.

Segundo Del-Claro (*op. cit.*), pelo fato do número médio de *G. xiphias* por planta não ser tão alto, como ocorre, por exemplo, com afídeos, a ação das formigas contra herbívoros que causam danos à planta pode superar os custos da infestação dos homópteros. Além disso, exemplares de *D. vinosum* com formigas associadas apresentam uma menor incidência de danos no meristema apical causados por *L. didymopanax*.

Este autor constatou também que os principais inimigos naturais de *G. xiphias* são aranhas principalmente da família Salticidae, larvas de Syrphidae (Diptera) e calcídeos parasitóides da família Myrmaridae (Hymenoptera). Em todas as áreas, aranhas foram encontradas em abundância. Apenas duas larvas da família Syrphidae foram coletadas, estando elas no campo cerrado. Em relação aos calcídeos, uma grande variedade foi amostrada, mas as famílias às quais pertencem não puderam ser determinadas.

Entre os predadores e parasitóides coletados, alguns provavelmente não utilizam a planta em questão como local permanente de forrageio, mas outros como os neurópteros imaturos, que se locomovem pouco e principalmente as

aranhas, que habitam teias, devem alimentar-se sempre de insetos que visitam as plantas que habitam.

Devido ao grande número de trips no campo cerrado e cerradão, a ocorrência total de herbívoros nestas fisionomias, principalmente na estação seca, foi bem mais alta que no cerrado, embora o número de morfoespécies nas três áreas tenha sido semelhante. Desconsiderando-se *L. didymopanax*, não foram observadas grandes diferenças na abundância de herbívoros entre as áreas.

A fauna de artrópodos predadores e parasitóides apresentou um gradiente crescente de riqueza e de abundância do campo cerrado ao cerradão, provavelmente em resposta à maior complexidade estrutural do ecossistema nesse sentido. No campo cerrado e no cerrado há predominância de aranhas e, no cerradão, a abundância é maior também devido às aranhas, enquanto que o alto número de morfoespécies resulta de outras ordens como, por exemplo, Hymenoptera.

Assim, embora o campo cerrado apresente a maior quantidade de trips, a fauna de predadores e parasitóides, particularmente aranhas, é a menor das três áreas.

O aumento no número de aranhas na seca no campo cerrado e no fim da seca no cerradão coincide com o aumento do número de trips nas respectivas épocas e fisionomias. O número de coccinelídeos e dos outros predadores e parasitóides em geral também parece acompanhar o número de trips. Entretanto, não foi possível constatar se as aranhas ou coccinelídeos são predadores potenciais dos trips ou se esse tipo de dinâmica populacional é comum entre os artrópodos que habitam o ecossistema de cerrado. Observações e experimentos de campo e /ou de laboratório poderiam auxiliar a entender melhor essa questão.

A variação da fauna de predadores e parasitóides ao longo das áreas nem sempre coincide com a de herbívoros, provavelmente devido às inter-relações com a fauna associada às outras espécies vegetais.

A oscilação do número de espécies coletadas ao longo do ano pode ser resultado de deficiências amostrais, não representando a dinâmica real das

populações de insetos da área estudada. Muitas das espécies raras podem ter sido amostradas ou coletadas em alguns meses, mas não em outros.

Em estudos de riqueza de insetos herbívoros em regiões tropicais, geralmente apenas um pequeno número de espécies é amostrado em grande quantidade. O que se costuma encontrar é uma grande quantidade de espécies com baixa abundância (Price *et al.*, 1995). No presente estudo, os resultados confirmam esta observação, não só em relação aos insetos herbívoros, mas também em relação aos predadores e parasitóides, o que prejudica a utilização de índices de diversidade.

5.4. Herbivoria

A herbivoria anual por insetos mastigadores foi muito baixa, principalmente em folhas jovens, nas quais foi inferior a 2% da área foliar total. Em folhas adultas também foi muito baixa, não ultrapassando 5%. De fato, não foi encontrada nenhuma espécie de mastigador que apresentasse grande abundância de indivíduos. Essa baixa taxa de herbivoria talvez seja reflexo da baixa tolerância dos insetos às concentrações de taninos da planta e está de acordo com os padrões observados por Coley (1983) em espécies persistentes ou, segundo Feeny (1976), aparentes.

Em folhas adultas, a herbivoria por mastigadores foi maior no cerradão, ou seja, numa das áreas em que as plantas mais investem na produção de taninos. Dentre os insetos coletados, os causadores mais prováveis desse tipo de dano às folhas, pelo número de indivíduos amostrados e pelos hábitos alimentares, são os crisomelídeos e os lepidópteros. As larvas de Lepidoptera ocorreram em maior quantidade principalmente no cerradão e os crisomelídeos, principalmente no cerrado. Sabe-se que alguns insetos especialistas podem desenvolver adaptações para superar os obstáculos de se alimentar em plantas taniníferas. Wigglesworth (1953 *apud* Feeny, 1970) enumera vários exemplos de larvas fitófagas cujo alto pH do trato digestivo atua como uma adaptação para que esses organismos possam alimentar-se de plantas que contenham polifenóis, uma vez que os complexos entre proteínas e taninos são quebrados quando em

pH alcalino. Desse modo, uma maior proporção de proteína torna-se disponível para ser digerida (Feeny, 1969 *apud* Feeny, 1970).

As folhas do campo cerrado, apesar dos menores teores de taninos, não são tão atrativas por serem menos nutritivas, mais duras e por possuírem maiores teores de celulose e lignina, sendo este último composto um tipo de defesa de difícil contra-adaptação. A lignina é um polímero de fenilpropanos fenólicos de alto peso molecular (Orians & Solbrig, 1977 *apud* Rhoades, 1979) que se acumula na parede secundária de alguns tipos de células. A preferência de herbívoros e a digestibilidade de tecidos vegetais por herbívoros ou microorganismos são, de modo geral, negativamente correlacionadas com o conteúdo de ligninas ou de fibras do material (Burns *et al.*, 1972; Hartley & Jones, 1977 *apud* Rhoades, 1979). Insetos imaturos que se alimentam de tecidos muito lignificados apresentam uma redução na sobrevivência, no desenvolvimento, no peso larval e os adultos produzem uma quantidade menor de ovos (Wainhouse *et al.*, 1990). A lignina pode atuar como defesa física, contribuindo para a proteção dos tecidos, ou como defesa química, reduzindo a disponibilidade de nutrientes por formar pontes de hidrogênio com proteínas e carboidratos (Swain, 1979 *apud* Wainhouse *et al.*, *op. cit.*). Há inclusive alguns indícios de que possa ser tóxica para alguns insetos (Stamopoulos, 1988 *apud* Wainhouse *et al.*, *op. cit.*). Prette (1998) verificou que a porcentagem de herbivoria em *Solanum lycocarpum* correlaciona-se negativamente com os teores de ligninas das folhas. Entretanto, os valores encontrados para essa espécie (entre 22,5 e 25% do peso seco) foram superiores aos encontrados para *D. vinosum* (cerca de 12%).

Nascimento *et al.* (1990), estudando duas espécies de cerrado, *Vochysia rufa* e *Curatella americana*, verificaram que uma importante estratégia contra a herbivoria é o crescimento rápido e sincronizado das folhas no fim da estação seca. Ou seja, empregando os conceitos de Feeny (1976), as folhas jovens destas espécies são não-arentes, escapando dos herbívoros em nível temporal. Esse escape pode ser mais efetivo contra especialistas do que contra generalistas, uma vez que os especialistas não possuem fontes de alimento alternativas. Embora neste trabalho a velocidade de expansão foliar de *D. vinosum* não tenha sido quantificada, o que exigiria monitoramento talvez semanal, foi possível perceber que é bem inferior a três meses, intervalo entre um monitoramento e outro. Isso porque com muita frequência eram encontradas, nos ramos marcados, folhas já

adultas que ainda não haviam sido registradas por ocasião do monitoramento anterior. Portanto, esse rápido desenvolvimento foliar pode ser uma das causas da menor herbivoria sofrida em folhas jovens em relação às adultas, não só em *D. vinosum*, como em outras espécies de cerrado. Em florestas tropicais úmidas costuma-se observar o inverso, ou seja, as taxas de herbivoria são maiores em folhas jovens (Coley, 1983).

Estratégias que conferem maior proteção às folhas jovens são de grande importância, uma vez que, em termos de peso seco, as folhas jovens contribuem mais para a performance da planta do que as folhas velhas, considerando a contribuição de fotossintetato durante todo o período de expansão. Assim, o consumo de um grama de tecido foliar jovem pode diminuir mais o desempenho da planta do que o consumo de um grama de folha adulta. As folhas jovens da maioria das plantas têm maiores conteúdos de água, nitrogênio e proteínas solúveis e são menos duras do que folhas adultas. Tais características as tornam nutricionalmente mais interessantes para artrópodos herbívoros (Cooke *et al.*, 1984; Gould, 1991). Se os artrópodos podem escolher partes da planta com ótimos níveis de água e nutrientes, espera-se que folhas jovens sejam preferidas às adultas. Entretanto, percebe-se uma tendência oposta em insetos polívoros. Já os especialistas, como é o caso de *L. didymopanax*, preferem as folhas jovens, provavelmente por serem tolerantes às toxinas das plantas, mais concentradas em tecidos jovens (Cates, 1980 *apud* Gould, 1991).

De fato, a ação do especialista *L. didymopanax* sobre as folhas jovens foi bem intensa, reflexo da grande abundância desses insetos principalmente no campo cerrado e cerrado. As maiores porcentagens de folíolos danificados por trips, como era de se esperar, ocorreram nessas duas áreas, principalmente no período de agosto a outubro, quando há um grande aumento da população desses insetos. Quanto maior o número de trips, maior foi o número de folíolos danificados. Esses folíolos atacados desenvolvem-se menos que os sadios, atingindo menor tamanho quando adultos, o que pode resultar em menor capacidade fotossintética para a planta.

Não foi verificado se os folíolos atacados por trips tiveram sua longevidade afetada, o que é possível ocorrer. Athey & Connor (1989), por exemplo, observaram em seus estudos que *Odonata dorsalis* (Chrysomelidae), inseto minador e principal folívoro de *Robinia pseudoacacia* podia remover 75% ou mais

da área fotossintetizante de uma única planta, pois folhas altamente danificadas sofriam abscisão em maior escala que folhas com poucos danos. Stiling & Simberloff (1989) sugerem que a queda destas folhas é resultado de danos físicos e não uma defesa da planta hospedeira induzida pelos herbívoros.

5.5. Discussão Geral

Não sendo encontradas importantes diferenças entre as características físico-químicas dos solos das três áreas, fica rejeitada a idéia de um gradiente de estresse nutricional entre as fisionomias. Desse modo, deve-se considerar que a baixa qualidade do solo influencia as plantas de modo relativamente homogêneo nas três áreas. No que diz respeito às características da planta, no entanto, foi encontrada maior semelhança entre o cerrado e o cerradão. Deve haver, portanto, outros fatores influenciando as características das plantas, como a disponibilidade de água, outros componentes químicos do solo, competição com outras espécies vegetais e principalmente as diferenças de luminosidade. Segundo Chapin (1991), a deficiência de luz exerce sobre as plantas os mesmos efeitos que a deficiência de nutrientes no solo, ou seja, menor crescimento, menor capacidade na absorção de nutrientes e de realizar fotossíntese. De fato, os indivíduos que atingem maior porte e que produzem maior número de ramos e folhas, conforme já mencionado anteriormente, estão no campo cerrado, onde encontram maior disponibilidade de luz. Já os indivíduos que crescem no sub-bosque do cerradão e principalmente do cerrado crescem menos, provavelmente por estarem sujeitos a estresse por baixa luminosidade. Assim, as plantas do cerradão, em menor grau, e as do cerrado, em maior intensidade, podem estar sujeitas a um estresse duplo, ou seja, à baixa disponibilidade de nutrientes no solo e à baixa disponibilidade de luz, ao passo que as plantas do campo cerrado estariam submetidas apenas ao primeiro tipo de estresse.

As folhas adultas de exemplares do cerrado e cerradão, com maior teor de água, de nitrogênio e menor de dureza, lignina e, portanto, mais nutritivas e palatáveis para herbívoros, mostraram-se mais protegidas pelos taninos que as do campo cerrado. Neste aspecto, a teoria da disponibilidade de recursos de Coley *et al.* (1985) enquadra-se parcialmente, uma vez que as plantas do cerrado

e cerrado, com menor disponibilidade de recursos, investem mais em taninos mas, por outro lado, investem menos em ligninas. Ligninas e taninos provavelmente constituem juntos as duas mais importantes classes de defesas quantitativas em plantas aparentes. Entretanto, esse maior investimento em taninos nas plantas sujeitas a maior estresse é diferente dos resultados de vários estudos citados no item 5.2 e a outros inúmeros exemplos dados por Rhoades (1979), em que defesas quantitativas como taninos, resinas e óleos diminuem, ao passo que as qualitativas aumentam em condições de estresse. Segundo esse autor, as plantas realizam uma compensação diminuindo as defesas mais caras, como os taninos, e aumentando as menos custosas, embora menos efetivas contra insetos especialistas. Essas mudanças, aliadas ao aumento da qualidade nutricional da planta, exercem um efeito positivo na performance dos herbívoros (Rhoades, *op. cit.*).

Segundo Zucker (1983), os taninos condensados atuam primariamente contra microorganismos, não devendo ser relevantes na proteção da planta contra insetos. Essa propriedade se deve ao fato de estarem complexados às paredes celulares primárias e secundárias, incluindo o próprio lenho da planta. Isso confere uma segunda função aos taninos, que é retardar a decomposição da serapilheira por microorganismos. Assim, o maior teor de taninos foliares no cerrado e cerrado é benéfico a essas comunidades vegetais, na medida em que contribuem para a existência de uma provisão regular, ainda que lenta, de nutrientes, o que pode ser um dos fatores que explicam a maior concentração de nitrogênio nos tecidos dessas plantas.

Coley (1986), por outro lado, trabalhando com taninos condensados em *Cecropia*, verificou que plantas com maiores teores sofriam menores danos em experimentos de herbivoria. Feeny (1970) demonstrou que o crescimento da lagarta *Operophtera brumata* (Geometridae) alimentando-se em dieta artificial contendo caseína como fonte de proteína, foi significativamente reduzido pela presença de uma pequena quantidade de taninos condensados de *Quercus robur* (cerca de 1% do peso foliar). O peso da pupa, que é positivamente correlacionado com a posterior sobrevivência e taxa de fecundidade, foi também menor nas lagartas que se alimentaram de dieta contendo taninos. Os taninos agem formando complexos com as proteínas foliares, o que dificulta ou mesmo impede a digestão e absorção destas últimas (Feeny, 1970 *apud* Rhoades, 1979). Além disso, inibem uma grande variedade de enzimas digestivas (Goldstein & Swain,

1965 *apud* Rhoades, *op. cit.*) e reduzem a habilidade dos microorganismos quebrar as proteínas celulares (Handley, 1961 *apud* Rhoades, *op. cit.*). Desse modo, também em *D. vinosum* os taninos podem estar exercendo importante papel contra os mastigadores, uma vez que a herbivoria por esses insetos foi muito baixa. Assim, se considerarmos as três fisionomias como uma amostra de cerrado *sensu lato* sujeita a estresse nutricional, a hipótese de Coley *et al.* (1985) deve ser, ou seja, o investimento de *D. vinosum* é relativamente alto num tipo de defesa quantitativa, o que diminui a perda foliar por ação de insetos mastigadores. O investimento em taninos observado é, por exemplo, aproximadamente seis vezes maior que o encontrado em espécies de florestas tropicais úmidas (Sagers & Coley, 1995).

As folhas do cerrado, mais predadas, apresentaram maiores níveis de água e nitrogênio. A variação espacial e temporal na disponibilidade de nitrogênio tem sido considerada como um fator nutritivo crítico, que afeta a abundância, a seleção de alimento e a performance de insetos herbívoros, assim como os níveis de herbivoria apresentados pelas plantas (Athey & Connor, 1989). Porém, também em plantas do cerrado a concentração de água e nitrogênio foi alta e, no entanto, a herbivoria foi menor. Outros fatores podem estar envolvidos, como por exemplo, a disponibilidade da planta para o herbívoro dada por sua densidade. Batalha (1997), num estudo fitossociológico na ARIE Pé-de-Gigante, determinou a densidade relativa de *D. vinosum* em 0,25% no cerrado *sensu stricto* e em 0,99% no cerrado. Plantas em menor densidade são menos aparentes para os herbívoros, o que representa um mecanismo de escape no espaço que pode resultar em menor taxa de herbivoria poderia ser menor. Existem vários trabalhos relacionando a densidade e abundância da planta com a atividade de insetos herbívoros. Karban (1993), por exemplo, verificou que a densidade de *Gossypium thurberi* exerce grande influência sobre a abundância de um de seus principais herbívoros, o lepidóptero minador *Bucculatrix thurberiella*. Plantas que tiveram parte da vegetação circundante eliminada e que, portanto, passaram a apresentar densidade maior em relação às outras espécies, apresentaram maior quantidade de minas que as controle.

Já a utilização de folhas jovens por trips principais herbívoros da planta, parece não ser influenciada por fatores como conteúdo de água, de nitrogênio, de compostos fenólicos ou dureza, uma vez que não foi encontrada nenhuma correlação com estas variáveis. Compostos como taninos ou ligninas dificilmente

poderiam interferir na escolha de insetos sugadores por estarem complexados às paredes celulares (Zucker, 1983), não sendo, portanto, ingeridos por esses organismos.

Folhas de espécies arbóreas que apresentam conteúdo de água inferior a 70% e menos de 3% de nitrogênio, como ocorre em *D. vinosum*, são consideradas como um substrato pobre para o desenvolvimento de insetos imaturos por proporcionarem baixa eficiência de assimilação (Scriber & Slansky Jr., 1981). Portanto, pode-se inferir que as larvas de *L. didymopanax* sejam adaptadas para superar as deficiências nutritivas da planta que lhe serve de alimento.

Outros fatores devem então estar influenciando a distribuição das populações de trips que se alimentam de *D. vinosum*, tais como os microclimáticos, arquitetura, densidade e abundância da planta, ou até mesmo outros compostos secundários presentes na planta, como as saponinas.

Entre os fatores que mais provavelmente poderiam estar influenciando esta distribuição desigual de *L. didymopanax* entre as áreas estão as variações da arquitetura da planta hospedeira. Loyola Jr & Fernandes (1993) encontraram correlação positiva entre o número de insetos (e de folhas atacadas) e o número de folhas de *Kielmeyera coriacea*. A maior abundância de trips no campo cerrado e cerradão pode ser reflexo da arquitetura de *D. vinosum* nessas áreas, onde apresenta um maior número de ramos e assim, possivelmente, uma maior produção de folhas jovens. A verificação dessa hipótese pode ser o objetivo de futuros trabalhos.

As saponinas, por sua vez, são glicosídeos triterpenoídicos ou esteroidais, hidrossolúveis, de sabor amargo e com capacidade de formar espuma. Ingerida por insetos, a saponina diminui a retenção de água, inibe a assimilação de esteróis e inibe as enzimas proteolíticas (Potter & Kimmerer, 1989). Assim, atua sobre os insetos tanto como toxina como inibidor digestivo (Rhoades & Cates, 1976). Por ser armazenada no suco celular (Costa, 1972), é ingerida não só por insetos mastigadores, mas também por sugadores.

Ilex opaca, uma espécie vegetal da América do Norte, mantém algumas folhas durante o inverno, de modo que na primavera os herbívoros podem escolher entre brotos foliares e folhas adultas de um ano ou mais. Um estudo de Potter & Kimmerer (1989) demonstrou que as folhas muito jovens têm um

conteúdo muito maior de nitrogênio, proteínas solúveis e água. Entretanto, o conteúdo de saponinas em folhas jovens também é maior. A sobrevivência do ácaro polífago *Oligonychus elicits* alimentando-se de folhas muito jovens foi de 14%, enquanto que em folhas adultas foi de 84%. Essa espécie obtém seu alimento rompendo as células e sugando seu conteúdo. Além disso, a produção de ovos foi 49 vezes maior em indivíduos que se alimentaram de folhas adultas. Em experimentos de escolha, 100% dos indivíduos optaram pelas folhas adultas.

Em contraste, na espécie minadora *Phytomyza ilicicola*, especialista desta planta, os adultos alimentam-se e ovipositam quase exclusivamente em folhas parcialmente expandidas, ricas em saponinas.

Sendo os trips da espécie em questão aparentemente especialistas, devem estar adaptados a se alimentar das folhas ricas em saponinas de *D. vinosum*. No entanto, possíveis variações nos teores dessa substância entre as plantas das várias fisionomias talvez podem exercer alguma influência na escolha ou performance destes fitófagos.

6. CONCLUSÕES

- As folhas jovens de *D. vinosum* possuem maior conteúdo de água e de nitrogênio, além de serem menos duras e de apresentarem menor teor de celulose, ligninas e taninos quando comparadas às folhas adultas.
- Não foi encontrado um gradiente de estresse nutricional entre as áreas, mas parece haver estresse por sombreamento no cerradão e, principalmente, no cerrado.
- As plantas do cerrado e cerradão apresentam folhas mais ricas em água e nitrogênio, além de serem menos duras que as plantas do campo cerrado. Investem mais em taninos e menos em ligninas, os dois principais tipos de defesas quantitativas. Desse modo, a hipótese de Coley aplica-se apenas quando se considera o investimento em taninos, mas não em ligninas.
- A herbivoria anual por insetos mastigadores foi muito baixa tanto em folhas jovens quanto em adultas (inferior a 2 e 5%, respectivamente). Nas folhas adultas, foi maior no cerradão quando comparadas as três áreas, corroborando parcialmente a hipótese de que plantas sob estresse abiótico tornam-se mais susceptíveis a insetos herbívoros.
- A maior lignificação das folhas do campo cerrado parece ser mais efetiva contra a herbivoria do que o maior investimento em taninos no cerradão.
- A herbivoria por insetos mastigadores deve ser realizada principalmente por espécies de Chrysomelidae e por larvas de Lepidoptera.

- A herbivoria por insetos sugadores foi intensa, em especial no campo cerrado e cerrado, onde num dos períodos os folíolos atacados chegaram a representar mais de 70% do total. Esse tipo de herbivoria ocorreu apenas em folhas jovens.
- A espécie sugadora responsável por esse tipo de herbivoria é *L. didymopanax* (Thysanoptera), que parece ser especialista para *D. vinosum*.
- A variação das populações de *L. didymopanax* entre as três fisionomias não parece ser influenciada pelas características nutritivas ou pelos compostos secundários de *D. vinosum*, mas sim pela disponibilidade de folhas jovens, sobre a qual a luminosidade deve exercer importante papel.
- As populações de aranhas e coccinelídeos acompanham parcialmente as flutuações das populações de *L. didymopanax*. Porém, as populações de predadores e parasitóides em geral devem também estar sujeitas às interações com faunas associadas a outras espécies vegetais.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIDE, T.M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature*, 336: 574-575.
- AIDE, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, 74 (2): 455-466.
- ALLEN, S. E.; GRIMSHAW, H. M.; PARKINSON, J. A & QUARMBY, C. 1974. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 565p.
- ARENS, K. 1958. O Cerrado como vegetação oligotrófica. *Bolm. Fac. Filos. Cienc. e Letr. Univ. São Paulo, Bot.*, 15: 69-77.
- ATHEY, L. A. & CONNOR, E. F. 1989. The relationship between foliar content and feeding by *Odonata dorsalis* Thun. On *Robinia pseudoacacia* L. *Oecologia*, 79: 390-394.
- BATALHA, M. A. 1997. *Análise da vegetação da ARIE Cerrado Pé-de-Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da USP, PPG em Ecologia, São Paulo, 185p.
- BORROR, D.J. & DELONG, D.M. 1969. *Introdução ao estudo dos insetos*. EDUSP, São Paulo, 653p.
- BRYANT, J. P. 1987. Feltleaf willow-snowshoe hare interactions: plant carbon / nutrient balance and foodplain succession. *Ecology*: 68 (5): 1319-1327.
- CASTRO, A. A. J. F. 1987. *Florística e fitossociologia de um cerrado marginal brasileiro, Parque Estadual de Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro - SP*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia da Unicamp, Campinas, SP, 241p.
- CHAPIN, F. S. III. 1991. A centralized system of physiological responses. *Bioscience*, 41(1): 29-36.
- CHEW, F. S. & RODMAN, J. E. 1979. Plant resources for chemical defense, in: ROSENTHAL, G.A.; JANZEN, D.H. (eds.). *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*, New York, Academic Press, p. 271-307.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53 (2): 209-233.

- COLEY, P. D. 1986. Costs and benefits of defence by tannina in a neotropical tree. *Oecologia*, 70: 238-241.
- COLEY, P. D.; BRYANT, J. P. & CHAPIN, F. S. III. 1985. resource availability and plant antiherbivory defense. *Science*, 230: 895-899.
- COMMONWEALTH SCIENTIFIC AND INDUSTRIAL RESEARCH ORGANIZATION 1991. *The Insects of Australia – A textbook for students and research workers*. 2^a edition, Vol I e II, Cornell Univ. Press. 1137p.
- COOKE, F. P.; BROWN, J. P. & MOLE, S. 1984. Herbivory, foliar enzyme inhibitors, nitrogen and leaf structure of young and mature leaves in a tropical forest. *Biotropica*, 16: 257-263.
- COSTA, A. F. 1972. *Farmacognosia*. Vol. I, II, III, 4^a edição, Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa, 3180p.
- COUTINHO, L. M. 1978. O conceito de cerrado. *Rev. Bras. Bot.*, 1: 17-23.
- COUTINHO, L. M. 1980. As queimadas e seu papel ecológico. *Brasil Florestal*, 10 (44): 07-23.
- CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York, 1262p.
- DANSA, C. V. A. & ROCHA, C. F. D. 1992. An ant-membracid-plant interaction in a cerrado area of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 8: 339-348.
- DEL-CLARO, K. & MOUND, L. A. 1996. Phenology and description of a new species of *Liothrips* (Thysanoptera: Phlaeothripidae) from *Didymopanax* (Araliaceae) in Brazilian Cerrado. *Rev. Biol. Trop.* 44 (1): 193-197.
- DEL-CLARO, K. 1995. *Ecologia da interação entre formigas e Guayaquila xiphias* (Homoptera: Membracidae) em *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). Tese de Doutorado em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia da UNICAMP, Campinas, SP, 101p.
- DENSLOW, J. S.; SCHULTZ, J. C.; VITOSEK, P. M. & STRAIN, B. R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71 (1): 165-179.
- DOAK, D. F. 1992. Lifetime Impacts of Herbivory for a Perennial Plant. *Ecology*, 73 (6): 2086-2099.

- DUDT, J. F. & SHURE, D. J. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology*, 75 (1): 86-98.
- EDWARDS, P. J. & WRATTEN, S. D. 1981. *Ecologia das interações entre plantas e insetos*. Coleção Temas de Biologia, vol.27. EPU, São Paulo, SP. 71p.
- EHRlich, P. R.; RAVEN, P. H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 588-608.
- FAETH, S. H. 1985. Quantitative defense theory and patterns of feeding by oak insects. *Oecologia*, 68: 34-40.
- FEENY, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51(4): 565-581.
- FEENY, P. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insects herbivores, in: GILBERT, L. E.; RAVEN, P. H. (eds.). *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin and London. p. 03-19.
- FEENY, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.*, 10: 1-40.
- FERRI, M. G. 1969. *Plantas do Brasil - Espécies do Cerrado*. Editora Edgard Blücher LTDA e Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP. 239 p.
- FOWLER, H. G. & DUARTE, L. C. 1991. Herbivore pressure in a Brazilian Cerrado. *Naturalia*, 16: 99-102.
- FOWLER, S. V. 1984. Foliage value, apparency and defence investment in birch seedlings and trees. *Oecologia*, 62: 387-398
- FOX, L. R. 1988. Diffuse coevolution within complex communities. *Ecology*, 69(4): 906-907.
- GERSHENZON, J. 1984. *Changes in the levels of plant secondary metabolite production under water and nutrient stress*. In: TIMMERMAN, B. N.; STEELINK, C. & LOEWUS, F. A. *Phytochemical adaptations to stress*. Recent Advances in Phytochemistry, vol. 18. Plenum Press, New York, p. 273.

- GOODLAND, R. J. A. 1971. Oligotrofismo e alumínio no cerrado, in: Ferri, M.G. (coord.), *III Simpósio sobre o Cerrado*. EDUSP e Edgard Blücher, São Paulo. p. 44-60.
- GOULD, F. 1991. Arthropod behavior and the efficacy of plant protectants. *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 305-330.
- HAGERMAN, A. E. & BUTLER, L. G. 1978. Protein precipitation method for the quantitative determination of tannins. *J. Agric. Food Chem.*, 26 (4): 809-812.
- HARBORNE, J. B. 1988. *Introduction to ecological biochemistry*. 3ª Edição, Academic Press, London, New York, S. Francisco. 242 p.
- HORNER, J. D. 1990. Nonlinear effects of water deficits on foliar tannin concentration. *Biochemical and Systematics Ecology*, 18 (4):211-213.
- HOWARD, J. J. 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water and secondary chemistry. *Ecology*, 68(3): 503-515.
- JANZEN, D. H. 1980. *Ecologia vegetal nos trópicos*. EPU e EDUSP, São Paulo.
- JERMY, T. 1976. Insect-host-plant relationship - co-evolution or sequential evolution? *Symp. Biol. Hung.*, 16: 109-113.
- JOLY, A. B. 1970. *Conheça a vegetação brasileira*. EDUSP-Editora Polígono, São Paulo, SP. 181 p.
- JONES, C. G. & COLEMAN, J. S. 1991. Plant stress and insect herbivory: toward and integrated perspective, in: MOONEY, H. A.; WINNER, W. E.; PELL, E. J. (eds). *Response of Plants to Multiple Stress*. San Diego, Academic Press. p. 249-280.
- KARBAN, R. 1993. Induced resistance and plant density of a native shrub, *Gossypium thurberi*, affect its herbivores. *Ecology*, 74 (1): 1-8.
- KIMBERLING, D. N.; SCOTT, E. R. & PRICE, P. W. 1990. Testing a new hypothesis: plant vigor and phylloxera distribution on wild grape in arizona. *Oecologia*, 84: 1-8.
- KING, B. L. 1988. Design and evaluation of a simpler penetrometer for measuring leaf toughness in studies of insect herbivory. *Virginia Journal of Science* 39 (4): 405-408.
- LAROCA, S. 1995. *Ecologia: princípios e métodos*. Editora Vozes, RJ. 197p.

- LARSSON, S. 1989. Stressful times for the plant stress - insect performance hypothesis. *Oikos*, 56 (2): 277-283.
- LAWTON, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 28: 23-39.
- LEONI, E. 1997. *Relação da herbivoria com teores de taninos, nitrogênio, água e peso específico foliar em duas espécies da família Malpighiaceae, em um cerrado do município de São Carlos, SP*. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais da UFSCar, São Carlos, SP, 73 p.
- LEONI, E.; JORGE, L. A.C.; VARANDA, E. & CRESTANA, S. 1997. Medição da área foliar em estudos de herbivoria, utilizando processamento de imagens digitais. In: *Anais do I Simpósio Nacional de Instrumentação Agropecuária-SIAGRO*, São Carlos, 1996. EMBRAPA-CNPDI, 327-330.
- LOWMAN, M. D. 1985. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five australian rainforest tree species. *Australian Journal of Ecology*, 10: 7-24.
- LOYOLA JR, R. & FERNANDES, G. W. 1993. Herbivoria em *Kielmeyra coriacea* (Guttiferaceae): efeitos da idade da planta, desenvolvimento e aspectos qualitativos de folhas. *Rev. Bras. Biol.*, 53 (2): 295-304.
- MAGURRAN, A. E. 1991. *Ecological diversity and its measurement*. 2ª Edition. Chapman and Hall, London, 179p.
- MANN, J. 1987. *Secondary metabolism*. Oxford Chemistry series: 33. Clarendon Press, Oxford. 374 p.
- MARQUIS, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226: 537-539.
- MARTINS, F. R. 1991. *Estrutura de uma floresta mesófila*. Série Teses, Editora da UNICAMP, Campinas, SP. 246p.
- MCKEY, D.; WATERMAN, P. G.; GARTLAN, J. S. & STRUHSACKER, T. T. 1978. Phenolic content of vegetation in two african rain forests: implications. *Science*, 202 (6): 61-64.
- MEDINA, E.; GARCIA, V. & CUEVAS, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments : relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper Rio Negro region. *Biotropica*, 22 (1): 51-64.

- MITCHELL, R. 1981. Insect behavior, resource exploitation, and fitness. *Ann. Rev. Entomol.*, 26: 373-396.
- MOORE, L. V.; MYERS, J. H. & ENG, R. 1988. Western tent caterpillars prefer the sunny side of the tree, but why? *Oikos*, 51: 321-326.
- MORAES, J. A. P. V. & PRADO, C. H. B. A. 1996. Fotossíntese e relações hídricas em vegetação de cerrado. *Resumo do XLVII Congresso Nacional de Botânica, Nova Friburgo, RJ*. p.48.
- NASCIMENTO, M. T.; VILLELA, D. M. & LACERDA, L. D. 1990. Foliar growth, longevity and herbivory in two "cerrado" species near Cuiabá, MT, Brazil. *Revta Brasil. Bot.*, 13: 27-32.
- OLIVEIRA, P. S. & OLIVEIRA-FILHO, A. T. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in Western Brazil. In: Price, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W. (eds.). *Plant-animal interactions. evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons, Inc. USA, p. 163-176.
- PIZZAMIGLIO, M. A. 1991. Ecologia das interações inseto-planta, in: PANIZZII, A. R.; PARRA, J. R. P. *Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas*. Editora Manole LTDA, São Paulo, SP. p.101-130.
- POTTER, D. A. & KIMMERER, T. W. 1989. Inhibition of herbivory on young holly leaves: evidence for the defensive role of saponins. *Oecologia*, 78: 322-329.
- PRETTE, A. P. 1998. *Herbivoria foliar em Solanum lycocarpum Saint Hill. e Solanum paniculatum L. e sua relação com teores de água, nitrogênio, lignina e alcalóides, no cerrado da UFSCar*. Dissertação de Mestrado em Ciências, Área de Entomologia, FFCLRP / USP, Ribeirão Preto, SP, 82p.
- PRICE, P. W.; DINIZ, I. R.; MORAIS, H. C. & MARQUES, E. S. A. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica*, 27 (4): 468-478.
- PRICE, P. W.; ROININEN, H. & TAHVANAINEN, J. 1987. Why does the bud-galling sawfly, *Ewura mucronata*, Attack Long Shoots? *Oecologia*, 74: 1-6.
- RHOADES, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores, in: ROSENTHAL, G. A.; JANZEN, D. H. (eds.). *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*, New York, Academic Press. p. 3-54.

- RISLEY, L. S. & CROSSLEY JR, D. A. 1988. Herbivore-caused greenfall in the Southern Appalachians. *Ecology*, 69: 1118-1127.
- ROMARIZ, D. A. 1996. *Aspectos da vegetação do Brasil*. 2ª ed., Edição da autora, São Paulo, SP. 60 f.
- RHOADES, D. F. & CATES, R. G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In: WALLACE, J. & MANSELL, R. L. (eds.). Biochemical interactions between plants and insects. *Rec. Adv. Phytochem.*, vol. 10, Plenum Press, New York, p. 168-213.
- SAGERS, C. L. & COLEY, P. D. 1995. Benefits and costs of defense in a neotropical shrub. *Ecology*, 76 (6): 1835-1843.
- SALATINO, A. 1993. Chemical ecology and the theory of oligotrophic scleromorphism. *An. Acad. Bras. Ci.*, 65 (1): 1-13.
- SCHOWALTER, T. D. 1994. Invertebrate community structure and herbivory in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following hurricane Hugo. *Biotropica*, 26 (3): 312-319.
- SCRIBER, J. M. & SLANSKY JR, F. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 26: 183-211.
- SEIGLER, D. S. 1977. Primary roles of secondary compounds. *Biochemical Systematics and Ecology*, 5: 195-199.
- SILVA JR. M. C.; BARROS, N. F.; CÂNDIDO, J. F. 1987. Relações entre parâmetros do solo e da vegetação de cerrado na Estação Florestal de Experimentação de Paraopeba - MG. *Revta brasil. Bot.*, 10: 125-137.
- SILVA, D. W. 1996. *Estudo florístico e fitossociológico de um remanescente de cerradão na Fazenda Canchin, São Carlos, SP*. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais da UFSCar, São Carlos, SP, 142 p.
- SILVA, J. B.; SALATINO, A. & PANIZZA, S. 1976. Ensaio fitoquímico preliminares em espécies de cerrado. *Bol. Botânica*, 4: 129-132.
- STILING, P. & SIMBERLOFF, D. 1989. Leaf abscission: induced defense against pest or response to damage? *Oikos*, 55: 43-49.
- STRONG, D. R.; LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, T. R. E. 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 313 p.

- TURLINGS, T. C. J.; TUMLINSON, J. H. & LEWIS, W. J. 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1251-1253.
- TURNER, I. M.; CHOONG, M. F.; TAN, H. T. W.; LUCAS, P. W. 1993. How tough are sclerophylls? *Annals of Botany*, 71: 343-345.
- VAN SOEST, P. J. & ROBERTSON, J. 1980. Systems of analysis for evaluating fibrous feeds. In: PIGDEN, W. I.; BALCH, C. C. & GRAHAM, M. *Standardization of Analytical Methodology for Feeds* (Publ. IDRC-134e). International Development Research Center Ottawa, Canadá, pp.49-60.
- WAGNER, H.; BLADT, S.; ZGAINSKI, E. M. 1984. *Plant drug analysis - a thin layer chromatography atlas*. Springer, New York. 320p.
- WAINHOUSE, D.; CROSS, D. J. & HOWELL, R. S. 1990. The role of lignin as a defence against the spruce bark beetle *dendroctonus micans*: effect on larvae and adults. *Oecologia*, 85: 257-265.
- WALTER, H. 1986. *Vegetação e zonas climáticas - Tratado de Ecologia Global*. EPU, São Paulo, SP. 325 p.
- WHITE, T. C. R. 1969. An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. *Ecology*, 50(5): 905-909.
- WHITE, T. C. R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation of the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63: 90-105.
- ZUCKER, W. V. 1983. Tannins: does structure determine function? an ecological perspective. *The American Naturalist*, 121 (3): 335-365.