

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

**Interações formigas-Malpighiaceae, *Byrsonima intermedia* (A. Juss.)
e *Heteropterys pteropetala* (H.B.K.), no cerrado: atratividade
ligada aos nectários extraflorais e defesa biológica à planta.**



WILSON FERNANDES RÉU JÚNIOR

Tese de Doutorado apresentada à
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras
de Ribeirão Preto – USP, como parte das
exigências para obtenção do título de
Doutor em Ciências – Área: Entomologia

**Ribeirão Preto – SP
2005**

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

**Interações formigas-Malpighiaceae, *Byrsonima intermedia* (A. Juss.)
e *Heteropterys pteropetala* (H.B.K.), no cerrado: atratividade
ligada aos nectários extraflorais e defesa biológica à planta.**

WILSON FERNANDES RÉU JÚNIOR

Orientador: Kleber Del Claro

Tese de Doutorado apresentada à
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras
de Ribeirão Preto – USP, como parte das
exigências para obtenção do título de
Doutor em Ciências – Área: Entomologia

**Ribeirão Preto – SP
2005**

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca Central do Campus
Administrativo
de Ribeirão Preto / USP

Réu Jr., Wilson Fernandes

Interações formigas-Malpighiaceae, *Byrsonima intermedia* (A. Juss.) e *Heteropterys pteropetala* (H.B.K.), no cerrado: atratividade ligada aos nectários extraflorais e defesa biológica à planta. Ribeirão Preto, 2005.

?? p.: il.; 30cm

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Ciências Filosofia de Ribeirão Preto/USP – Área de concentração: Entomologia.
Orientador: Del Claro, Kleber.

1. Ecologia. 2. Herbivoria. 3. Malpighiaceae.
4. Formigas. 5. *Chlamisus minax*. 6. Cerrado.

(...) E assim seguimos nosso caminho por este mar, de longo, até que, terça-feira das Oitavas de Páscoa, que foram vinte e um dias de abril, estando da dita ilha obra de 660 léguas, segundo os pilotos diziam, topamos alguns sinais de terra, os quais eram muita quantidade de ervas compridas, a que os mareantes chamam botelho, assim como outras a que dão o nome de rabo-de-asno. E quarta-feira seguinte, pela manhã, topamos aves a que chamam fura-buxos.

Neste dia, a horas de véspera, houvemento vista de terra! Primeiramente dum grande monte, mui alto e redondo; e doutras serras mais baixas ao sul dele; e de terra chã, com grandes arvoredos: ao monte alto o capitão pôs nome, o Monte Pascoal, e a terra, a Terra da Vera Cruz. (...)

Dali avistamos homens que andavam pala praia, obra de sete ou oito, segundo disseram os navios pequenos, por chegarem primeiro.

Ali não pôde deles haver fala, nem entendimento de proveito, por o mar quebrar na costa. Deu-lhes somente um barrete vermelho e uma carapuça de linho que levava na cabeça e um sombreiro preto. Um deles deu-lhe um sombreiro de penas de ave, compridas, com uma copazinha pequena de penas vermelhas e pardas como de papagaio; e outro deu-lhe um ramal grande de continhas brancas, miúdas, que querem parecer de aljaveira, as quais peças creio que o capitão manda a Vossa Alteza, e com isto se volveu às naus por ser tarde e não poder haver deles mais fala, por causa do mar.

Na noite seguinte ventou tanto sueste com chuvaceiros que fez caçar as naus, e especialmente a capitania. E sexta pela manhã, às oito horas pouco mais ou menos, por conselho dos pilotos, mandou o capitão levantar âncoras e fazer vela; e fomos ao longo da costa, (...)

A feição deles é serem pardos, maneira de avermelhados, de bons rostos e bons narizes, bem feitos. Andam nus, sem cobertura alguma. Não fazem o menor caso de encobrir ou de mostrar suas vergonhas; e nisso têm tanta inocência como em mostrar o rosto. Ambos traziam os beiços de baixo furados e metidos neles seus ossos brancos e verdadeiros, do comprimento duma mão travessa, da grossura dum fuso de algodão, agudos na ponta como furador. Metem-nos pela parte de dentro do beiço; e a parte que lhes fica entre o beiço e os dentes é feita como roque de xadrez, ali encaixado de tal sorte que não os molesta, nem os estorva no falar, no comer ou no beber.

Os cabelos seus são corredios. E andavam tosquiados, de tosquia alta, mais que de sobre-pente, de boa grandura e rapados até por cima das orelhas. E um deles trazia por baixo da solapa, de fonte a fonte para detrás, uma espécie de cabeleira de penas de ave amarelas, que seria do comprimento de um coto, mui basta e mui cerrada, que lhe cobria o toutiço e as orelhas. E andava pegada aos cabelos, pena e pena, com uma confeição branda como cera (mas não era), de maneira que a cabeleira ficava mui redonda e mui basta, e mui igual, e não fazia minguia mais lavagem para a levantar.

Trechos da Carta de Pero Vaz de Caminha

O conhecimento de um ambiente passa, necessariamente, pela observação do mesmo como forma inicial de uma possibilidade de descrição. A pesquisa proposta aqui segue a linhagem de cientistas que, desde os tempos coloniais, em incursões por esse Brasil brasileiro, veem descrevendo e catalogando a fauna e a flora dos diversos biomas deste país.

Aos meus pais Wilson e Célia pelo amor,
a todos aqueles que tornaram esse trabalho possível:
família, amigos, professores.

Agradecimentos

Agradeço primeiro a Deus pela minha saúde, a paz na minha família e a felicidade que me acompanha até aqui.

A meus pais que sempre me auxiliaram me apoiando mesmo quando a vida me pregou surpresas. Obrigado por me estimularem na observação da natureza, por permitirem que criasse aranhas em casa e minhas coleções de insetos a partir dos 10 anos de idade.

A minha irmã Miriam pelo amor de sempre e palavras de carinho, por ter paciência em acompanhar nas caçadas às borboletas na Avenida Jerônimo Gonçalves, época em que eu era chamado de Dirceu Borboleta, com apenas 5 anos de idade. Que mico!

Ao meu cunhado Luiz que me deu dois sobrinhos lindos, dos quais tenho muito orgulho. Mateus e Talita sejam felizes.

Ao meu orientador Kleber Del Claro, que acompanha e contribui muito para o meu crescimento desde 1993, obrigado pela confiança, amizade e respeito em todos esses anos. Obrigado por tornar possível este estudo e ter tido paciência e respeito diante dos problemas que enfrentei neste período.

Aos demais professores da banca examinadora, obrigado por ter aceitado o convite, pelas sugestões e atenção.

À professora Elenice Mouro Varanda que me acolheu em seu laboratório, obrigado pela atenção e amizade.

A todos os meus professores da pós Graduação pelo enriquecimento intelectual e mostrar caminhos a seguir. Em especial ao Prof^o. Dr. Carlos Alberto Garófolo, Prof^o. Dr. Cláudio Froehlich, Prof^o. Dr. Fábio Sene, Prof^o. Dr. Fernando Zucoloto, Prof^a. Dra. Elenice Mouro Varanda, Prof^o. Dr. Kleber Del Claro, Prof^a. Dra. Zélia Maria

Mendes Biasoli Alves, Prof^ª. Dra. Márcia Bitondi e Prof^ª. Dra. Zilá Luz Paulino Simões. Obrigado.

E em especial para Renata Almeida Andrade, mais que secretária da pós, uma grande amiga. Obrigado por tudo.

Aos amigos e colegas que me auxiliaram na coleta de campo Raoni Rosa, Eleonora Amorim, Luiz Carlos e Adilson Pereira de Sousa.

Ao Prof^º. Marco Saliba pela leitura e sugestões gramaticais no texto, companheirismo e carinho.

Ao amigo Fábio Arouca pelo auxílio na confecção dos gráficos, obrigado pela amizade e atenção.

A Dra. Yumi Oki pela ajuda na identificação das espécies de Lepidoptera. Você é uma eterna amiga.

A todos os amigos e colegas que fiz na Botânica: Yumi Oki, José Ricardo Barosela, Alexandre Almeida, Mara Pais, Analúcia Cerri, Claudia Scarelli, Camila Castanho e Thamara Leal.

Aos amigos que fiz e que me acolheram quando cheguei a Ribeirão: Eleonor, Rubiana, Lívia, Klil, Juliana, Gláucia, Márcia, Helô, Frans, Vanderlei, Daniel e Cristiano.

A todos os meus amigos da Pós: Gesline Almeida, Ana Kaminski, Hayda, Érico Nomura, Ivan Akatsu, Evandson, Adriana, Valdelânia Ribeiro, Sérgio Fabrício, Geusa Freitas, Ivelize, Fábio, Michele, Rogério, Carol, Gustavo, Leonardo, Cristiane, Luanda, Rebecca, Sidnei e Viviane.

Aos meus amigos do Laboratório de Ecologia Comportamental – Leci da Universidade Federal de Uberlândia: Jonas, Marcela, Wilton, Flávio, Jean, Elisa, Graziela, Greice, Raoni, Lucélia, Rafael, Ana Paula e Marina.

Aos meus amigos da vida: Marco Saliba, Maria Aparecida, Leonardo Figueiredo, Graciela Figueiredo, Bernardete Figueiredo, Camila Tannús, Giovana Abbiati, Priscila, Vanessa Arantes, Lú, D. Lourdes, Celine Melo, Cinara Melo, Fúlvio Miguel, Cristiano Lupino, Solange Augusto, Claudia Inês, Francis Moraes, Walter Mariano, Júlio Nepomuceno, Bruno Lassmar, Luciene Habibs, Luciene Xuca, Daniela Simão, Tuti Zanini, Eleonora Amorim e Alexandre Garcia, Íris Maria, Alice, Sanir Melo, Genilda Oliveira, Cacilda, Hudson Agrelli (em memória), Vanderlei Berto Jr., Maura Silingardi, Maura Adriana, Márcio Borges, Mirny Angélica, Luciméia Ivizi, Djeane Lopes, Kátia Bernardelli, Ana Paula Oliveira, aos amigos que fiz no PET-Biologia-UFU, Ana Bonetti, Márcia Costa, Anderson Araújo, Daniela Teodoro, Frederico, Adriano Ribeiro, Daniela Borela, Sidney, Kátia Ramos, Vinícius, Benigna, Tia Marta, Bob, Fábio e Flávio Moreno e muitos outros que podem não estar aqui, mas estão no coração. Em especial a Daiane Miranda Guedz, minha princesinha.

Aos meus professores da graduação que me deram base para chegar até aqui: Ana Angélica Barbosa, Ana Cunha, Ana Maria Bonetti, Ana Maria Coelho, Cecília Lomônaco de Paula, Glein Araújo, Ivan Schiavini, Jimi Nakagima, Kleber Del Claro, Lúcia, Malcon Brandeburgo, Maria de Fátima, Maria Inês Brandeburgo, Marli Ranal, Miguel Marini, Nelson Rui, Neusa Maria, Nora Ney Barcelos, Osvaldo Marçal Jr., Paulo E. Oliveira, Renata Oliveira. Em especial a Inês Luci Carrijo e Vera Lúcia C. Brites. E aos funcionários e técnicos Anselmo de Oliveira, Edna Bruns Navarro, Maria Angélica, Dulce e Péricles.

A minha mestra eterna, que teve o talento de lapidar minhas curiosidades infantis, me levar pela primeira vez em uma universidade, de construir o conhecimento quando eu ainda não sabia o que era construtivismo, que lecionou de forma genial a disciplina de Ciências de 1984 a 1987, da 5ª até 8ª do 2º segmento do ensino fundamental. Querida mestra, Profª. Leni, essa tese também é uma vitória sua.

Obrigado a todos aqueles que estiveram comigo nos quatro anos em que desenvolvi a tese, nos momentos bons e ruins, me apoiando e torcendo em todos os estágios de desenvolvimento da tese, em pensamento e oração.

ÍNDICE

Resumo

Abstract

I. Introdução Geral

1. Relações Insetos x Planta

2. Cerrado: o bioma.

3. Alguns aspectos sobre a família Malpighiaceae

4. Importância do presente estudo

II. Objetivos Gerais

III. Bibliografia

Capítulos

Capítulo 1:

Introdução

Material e Métodos

Resultados e Discussão

Bibliografia

Capítulo 2:

Introdução

Material e Métodos

Resultados e Discussão

Bibliografia

Resumo

Abstract

I. Introdução Geral

1. Relações insetos-plantas

Com relação às interações entre animais e plantas, biólogos e outros naturalistas priorizaram durante muito tempo estudos relativos à polinização, talvez porque as adaptações envolvidas sejam evidentes, chamativas e em muitos casos tenham interesse comercial. Por outro lado, a atenção dispensada a uma outra grande parte das interações entre animais e plantas, a herbivoria, foi relativamente pequena até bem pouco tempo atrás (Edwards e Wratten 1981). Entretanto, a partir de segunda metade do século vinte tem-se pesquisado com maior intensidade as fascinantes relações entre plantas e herbívoros, que são tão complexas quanto a polinização (Yano 1994, Price 2002).

Em sua história evolutiva, as plantas devem ter sofrido pressões seletivas se adaptando aos efeitos nocivos da predação, enquanto os animais herbívoros devem ter se adaptado aos seus suprimentos alimentares. Bons exemplos disso são os insetos herbívoros e espécies lenhosas dos trópicos (e.g. Janzen 1975, Maiorana 1978). A diversidade de espécies de insetos nos trópicos encantou os primeiros exploradores naturalistas, como Bates em 1862 (Bentley 1977). Embora a riqueza possa ser estimada durante uma observação casual, freqüentemente comprova-se ser baixa quando estudos quantitativos são realizados (Crawley 1983). Comumente, apenas um ou dois indivíduos de uma espécie podem ser encontrados em um dia. Os efeitos da herbivoria podem ser vistos, mas os herbívoros nem sempre o são e, dificilmente, são encontrados para estudos sobre sua biologia e comportamento. Somente um pequeno número de tipos de insetos podem ser observados em grandes quantidades predando tecidos vegetais e, por isso, nesses casos têm recebido considerável atenção (Crawley 1983, Price *et. al.* 1997).

“A maioria das plantas é tóxica”, de acordo com Edwards e Wratten (1981). Considera-se que os primeiros insetos, cujos registros fósseis mais antigos começam na metade da era Carbonífera, não eram consumidores de plantas, mas sim saprófagos. A capacidade de insetos em lidar com problemas maiores como alimentar-se de organismos com parede celular

celulósica evoluiu mais tarde, juntamente com as táticas de defesa contra a herbivoria. Por conseguinte, o grau de associação entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras terminou por determinar os padrões do ciclo de vida desses *taxa*, gerando exemplos de coevolução como em muitos lepidópteros, que são mutualistas com seu hospedeiro original (Mitchell 1981). Muito da evolução é coevolução, o processo de mudanças evolucionárias recíprocas, dirigido pela seleção natural, entre espécies que interagem (veja Thompson 2005, para uma discussão recente).

De fato, alimentar-se de outros animais é uma estratégia de vida mais comum do que o uso de plantas como alimento. Isso sugere que há problemas associados com o uso de plantas para alimentação, como espinhos, tricomas e toxinas (Schemske 1980). Os grupos de invertebrados que tiveram sucesso na exploração dessa fonte alimentar são os mais derivados, como os himenópteros, por exemplo, sugerindo que são necessárias especializações para usar tecido vegetal como alimento (Edwards e Wratten 1981). Alguns aspectos na alimentação de invertebrados em plantas são: a localização de espécies hospedeiras ideais em meio a uma gama de plantas; a sobrevivência, apesar dos extremos de exposição à temperatura e dessecação decorrentes da alimentação em folhas (Lowman 1985); fixação e penetração em superfícies cerosas, tricomadas, rígidas ou espinhosas (Harborne 1988) e consumo e digestão de uma fonte alimentar que pode ser sub-ótima do ponto de vista nutricional (Edwards e Wratten 1981). Estes fatos explicam por que menos de 1% da produção anual da biomassa vegetal em ambientes terrestres é consumida por herbívoros, evidenciando problemas físicos e nutritivos nesse tipo de alimentação (Edwards e Wratten 1981, Crawley 1983).

Na grande maioria dos casos, o inseto que se alimenta de vegetais nada mais faz do que reduzir a área foliar e, provavelmente reduz em geral uma quantidade pequena da capacidade fotossintética da planta. Caso haja uma infestação maior, levando a um dano foliar substancial, o crescimento vegetal poderá ser reduzido (Janzen 1980, Sagers e Coley 1995).

Porém, não só insetos herbívoros procuram plantas como parcela de seu habitat ou nicho. Outros insetos procuram fanerógamas em busca de outros recursos como néctar floral e extrafloral e/ou para predação herbívoros,

como fazem membros de algumas famílias de Hymenoptera, principalmente os Formicidae (e.g. Del-Claro, 2004).

Alguns taxa vegetais apresentam características físicas e/ou químicas que impedem ou dificultam a predação por insetos herbívoros, como uma cutícula dura e lisa, espinhos duros, tricomas, fibras de celulose ou lignina, sílica, suberina e cutina, presença de canais resiníferos ou lactíferos, presença excessiva ou não de nitrogênio e água e os compostos secundários (Mattson 1980, Edwards e Wraton, 1981, Scriber e Slansky 1981, Bryant *et al.* 1983, Scriber 1984, Mattson e Scriber 1987, Bilbro *et al.* 1991).

As substâncias secundárias ou aleloquímicos atuam na defesa das plantas e são geralmente produtos de vias metabólicas secundárias. Aparentemente a evolução da preferência alimentar nos insetos foi determinada pelo desenvolvimento de substâncias secundárias nas plantas (Dethier 1980). Algumas dessas substâncias podem ser atraentes para algumas espécies ou ter papel de defesa contra outros grupos de fitófagos, sendo esta última considerada vantagem, por sua especificidade, podendo ser repelentes ou interromper o processo alimentar (substâncias deterrentes) dos consumidores primários (Rhoades 1979, Freeman e Andow 1983, Bernays e Chapman 1994).

No processo de coevolução entre plantas e insetos, os herbívoros, 31% das espécies de insetos, desenvolveram mecanismos e estratégias para sobreviver diante aos obstáculos como adaptações fisiológicas e bioquímicas, incluindo novos hábitos alimentares e novas preferências (Harborne 1993). As interferências causadas pelos compostos secundários no corpo dos insetos são raramente provocadas por uma única substância, sendo comumente causadas por um conjunto de substâncias, isso se deve à baixa concentração de cada uma isoladamente, cabendo o resultado conseqüente à sua ação aditiva e/ou sinérgica e a fatores climáticos (Almeida 1990).

As substâncias secundárias podem ser encontradas em diferentes partes no corpo das plantas, distribuindo-se de forma heterogênea. A maior concentração dos compostos secundários nos vegetais está associado com a proteção contra a herbivoria, sendo a porção superficial percebida prontamente pelos animais (Rodrigues *et al.* 1984, Harborne 1993). Podem

estar concentradas nos órgãos relacionados à perpetuação da espécie, flores e sementes (Price 1984), nas folhas e nas raízes, pelo fato de serem órgãos envolvidos com a sobrevivência, crescimento e desenvolvimento, (Panizzi e Parra 1991). A produção dessas substâncias não é constante, variando com a idade dos tecidos, fatores intrínsecos de cada espécie e com fatores externos, como por exemplo, a intensidade, duração e quantidade de luz, umidade, temperatura, ataques de herbívoros, doenças, disponibilidade e qualidade de nutrientes no solo e, em geral, características do local de estudo (Almeida 1990).

Interações bióticas podem representar um caminho para a defesa das plantas contra a ação de herbívoros. As interações entre formigas e plantas têm sido estudadas intensamente nas últimas três décadas. Muitos autores, afirmaram que formigas atraídas pelos nectários extraflorais (NEFs) protegem a planta (Brown 1960, veja Bentley 1977b), mas falharam em mostrar experimentalmente evidências que suportassem tais afirmações. Entretanto, em 1966, Janzen apresentou os primeiros dados experimentais que demonstraram uma relação obrigatória entre *Acacia cornigera* L. e *Pseudomyrmex ferruginea* na América Central (Janzen 1966). A partir desse estudo inicial inúmeros estudos experimentais de campo demonstraram a existência de associações mutualísticas facultativas ou obrigatórias entre as formigas visitantes e as plantas associadas: formigas que forrageiam em nectários extraflorais foliares reduzem a herbivoria (Janzen 1966, 1967, Bentley 1976, Koptur 1979, 1984, Kelly 1986, Costa et al. 1992, Reu 1995), o que pode levar a uma maior produção de frutos e aumentar o sucesso reprodutivo da planta (Koptur 1979, Stephenson 1982, Barton 1986, Keeler 1989, Koptur 1992, Davidson e Mckey 1993, Del-Claro *et al.* 1996); NEFs próximos a, ou, em estruturas reprodutivas podem atrair formigas, que podem, por sua vez, proteger óvulos e sementes (Bentley 1977b, Inouye e Taylor 1979, Schemske 1980, 1982, Keeler 1981, Horvitz e Schemske 1984).

Os distintos aspectos das interações entre animais e plantas aqui discutidos e relacionados nos permitem dizer que numa visão mais recente e realista, biodiversidade deve ser vista e avaliada, como o emaranhado produzido pela riqueza extrema inerente às relações entre plantas e

herbívoros (Price 2002), e pelas relações de histórias de vida, comportamento e biologia das espécies relacionadas (Del-Claro 2004).

2. Cerrado: o bioma.

No Brasil, há seis grandes biomas: o Cerrado, o Pantanal, a Floresta Amazônica, a Floresta Atlântica, a Caatinga e os Campos e Florestas Meridionais. Suas localizações geográficas dependem dos fatores climáticos, como a temperatura, a pluviosidade e a umidade relativa, principalmente (Ferri 1980, Ribeiro e Walter 1998).

O Cerrado está localizado principalmente no Planalto Central do Brasil, sendo o segundo maior bioma do país em área, superado apenas pela Floresta Amazônica. Esse complexo vegetacional abrange os estados de Goiás, Tocantins e o Distrito Federal totalmente, parcialmente os estados do Ceará, Maranhão, Piauí, Rondônia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo, ocorrendo em pequenas manchas disjuntas nos estados do Amapá, Pará, Amazonas Roraima e Paraná (Lopes 1984, Oliveira e Oliveira-Filho 1991, Eiten 1994). Ocupou originalmente mais de 2.000.000 Km², 23% do território brasileiro, ocorrendo em altitudes que variam de 300 até 1600 m (Oliveira e Marquis 2002).

Tal complexo vegetacional possui relações ecológicas e fisionômicas com outras savanas da América Tropical, África e Austrália (Eiten 1972, 1994). O Cerrado, por sua vez, pode ser dividido em gradientes fitofisionômicos, determinados por eventos temporais e variações locais, como aspectos físicos e químicos do solo, geomorfologia e topografia. Assim, a vegetação de Cerrado apresenta fisionomias que englobam formações florestais, savânicas e campestres (Ribeiro e Walter 1998).

Warming (1973) foi quem primeiro indicou o clima como o fator determinante das formações savânicas e campestres, onde a deficiência hídrica no período seco seria o principal fator limitante. Alvim (1996) corrobora Warming (1973), porém identificou aspectos edáficos e as queimadas como fatores que influenciam direta ou indiretamente as espécies vegetais nas diferentes características fisionômicas da região.

Cerrado é uma palavra de origem espanhola que significa “fechado”, analogamente à vegetação herbáceo-arbustiva densa que ocorre na formação savânica, usado para designar tipos fitofisionômicos diferentes. São descritos onze tipos fitofisionômicos gerais enquadrados em formações florestais (Mata Ciliar, Mata de Galeria, Mata Seca e Cerradão), savânicas (Cerrado *sentido restrito*, Parque de Cerrado, Palmeiral e Vereda) e campestres (Campo Sujo, Campo Rupestre e Campo Limpo), sendo que alguns apresentam subtipos (Ribeiro *et al.* 1983, Oliveira e Marquis 2002).

O Cerrado *sentido restrito* caracteriza-se pela presença de árvores baixas, inclinadas, tortuosas, com ramificações irregulares e retorcidas, e geralmente com evidências de queimadas. Os arbustos e subarbustos encontram-se espalhados, com algumas espécies apresentando órgãos subterrâneos perenes (xilopódios), os quais permitem a rebrota após a queimada ou corte, como em *Stryphnodendron polyphyllum* (Mimosaceae), que, devido ao rápido crescimento, torna-se exuberante na época chuvosa (Réu 1995).

Os troncos das plantas lenhosas em geral possuem cascas com cortiça grossa, fendida ou sulcada, e as gemas apicais de muitas espécies são protegidas por densa pilosidade. As folhas em geral são rígidas e coriáceas. Esses caracteres fornecem aspectos de adaptação às condições de seca (xeromorfismo). Todavia, é bem relatado na literatura que as plantas arbóreas não sofrem restrição hídrica durante a estação seca (Goodland e Ferri 1979, Walter e Ribeiro 1996), pelo menos os indivíduos de espécies que possuem raízes profundas (Ferri 1974).

Os solos da vegetação de Cerrado *sentido restrito* são da classe Latossolos: Vermelho-Escuro, Vermelho-Amarelo e Roxo. Caracterizam-se por serem ácidos, com pH entre 4,5 e 5,5 e com boas características físicas, porém são carentes em nitrogênio e fósforo, nutrientes essenciais, impossibilitando a produção de proteínas, o que dificulta o crescimento (Arens 1958 a, b). Por outro lado, apresentam altas concentrações de alumínio, o que determina a deficiência mineral no solo, e matéria orgânica variando de médio a baixa (Goodland 1971).

Portanto, vários fatores parecem influir na densidade arbórea do Cerrado *sentido restrito* como as condições edáficas, pH e saturação de

alumínio (Goodland 1971), fertilidade, condições hídrica e profundidade do solo (Araújo e Haridasan 1989), além da frequência das queimadas (Coutinho 1992) e ações antrópicas. Esses fatores têm influência direta na estrutura, composição florística e distribuição espacial de indivíduos lenhosos.

3. Alguns aspectos sobre a família Malpighiaceae.

Da Ordem Rutales esta família compreende cerca de 63 gêneros, de ampla distribuição nas regiões tropicais, especialmente americanas. São plantas herbáceas, arbustivas, arbóreas, ou mais freqüentemente trepadeiras com folhas inteiras, de disposição alterna, sem estípulas. Flores vistosas de coloração em geral amarela e rosada, cíclicas, hermafroditas, diclamídeas, de simetria zigomorfa, reunidas em inflorescências paniculadas nas axilas superiores ou terminais (Joly 1987). Cálice caracteristicamente com 10 glândulas grandes, localizadas na base externa das sépalas, 2 em cada sépala (raramente sem glândulas como em *Galphimia*). Pétalas em geral fimbriadas, longipedunculadas. Androceu formado por 10 estames, às vezes alguns estaminodiais. Ovário súpero, tricarpelar, trilocular, cada lóculo em geral com 1 óvulo. Fruto baciforme (*Byrsonima*) ou esquizocárpico, separando-se em frutículos samaróides com a semente localizada na base da sâmara (*Tetrapteris*, *Banisteria*, *Heteropteris*). Como exemplos brasileiros ocorrem várias espécies de *Byrsonima* nos campos cerrados e em outros, o popular murici do Nordeste, bem como *Camarea* e *Galphimia* (Joly 1987).

4. Importância do presente estudo

O cerrado é a savana tropical com maior diversidade de espécies, no entanto a maioria dos estudos feitos nesse ecossistema visa obter dados sobre sua utilização como área útil a atividades agropastoris (Oliveira e Marquis 2002). O cerrado é apontado hoje por organismos nacionais e internacionais como um dos ecossistemas mais ameaçados da Terra. Por si só, esses argumentos já demonstram a importância de estudos de ecologia e conservação nesse ambiente.

São muito recentes os trabalhos envolvendo interações de formigas com plantas que possuem nectários extraflorais e sua possível função, nos trópicos, principalmente no Cerrado (Costa *et al.* 1992, Del-Claro e Oliveira 1993, Del-Claro *et al.* 1996, Oliveira 1997, Oliveira *et al.* 1987). Outro fator importante é o caráter pioneiro desta tese quando compara as defesas físicas, fenológicas e biológicas em plantas com e sem NEFs, em uma mesma família, com o mesmo porte e num mesmo ecossistema.

No presente estudo foram investigados os aspectos da condicionalidade nos resultados (*sensu* Bronstein 1994, 1998) das relações entre animais e plantas no cerrado (presença e ausência de NEFs, qualidade das formigas, qualidade das plantas). Esses estudos sobre a variação nos fatores mediadores de relações ecológicas têm sido apontados como fundamentais para a compreensão das relações multi-tróficas presentes em ecossistemas naturais (Thompson 2005). Essas são características básicas para a manutenção da biodiversidade e para projetos de conservação e recuperação de áreas naturais.

II. OBJETIVOS GERAIS

Foram os principais objetivos dessa tese:

1. Observar e comparar a importância relacionada à herbivoria dos aspectos fenológicos das duas espécies de Malpighiaceae mais abundantes no cerrado do C.C.P.I.U., uma espécie com – *Heteropterys pteropetala*, e outra sem nectários extraflorais – *Byrsonima intermedia*.
2. Diagnosticar as defesas físicas e biológicas que podem impedir a herbivoria nas espécies estudadas. Qual a importância da visitação de formigas para a herbivoria nessas plantas e a relação com a presença ou não de nectários extraflorais.
3. Estudos preliminares indicaram que não há um herbívoro mais comum e abundante em *Byrsonima intermedia* no cerrado do C.C.P.I.U. Entretanto, isso ocorre em *Heteropterys pteropetala*, sendo *Chlamisus minax* (Coleoptera: Chrysomelidae) uma espécie de herbívoro ímpar para os padrões esperados para o cerrado (e.g. Price *et. al.* 1995), principalmente por ser abundante. Assim sendo, foi um dos objetivos desse estudo investigar e delinear a história natural, biologia e ecologia desse animal, contribuindo para a compreensão de um dos menos conhecidos grupos de Coleoptera nos trópicos, a subfamília Chlamisinae.

III. Bibliografia

- Almeida, F. S. 1990. Alelopatia, a defesa das plantas. *Ciência Hoje* 11(62): 40-45.
- Alvim, P. T. 1996. Repensando a teoria da formação dos campos cerrados. In: SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO, 8.; INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON TROPICAL SAVANNAS, 1.,1996, Brasília, DF. Biodiversidade e produção sustentável de alimentos e fibras nos Cerrados - *Anais/Biodiversity and sustainable production of food and fibers in tropical savannas - Proceedings Planaltina*: EMBRAPA - CPAC. p.56-58.
- Araújo, G. M., Haridasan, M. 1989. A comparison of the nutritional status of two forests communities on mesotrophic and dystrophic soils in Central Brazil. *Communications in soil science and Plant Analysis*. v. 19, p.1075-1089.
- Arens, K.. 1958a. Considerações sobre as causas do xeromorfismo foliar. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo*, n. 224 e *Botânica*, n° 15, p.25-56.
- _____. 1958b. O cerrado como vegetação oligotrópica. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo*, n° 224 e *Botânica*, n° 15, p.59-77.
- Barton, A. M. 1986. Spatial variation in the effects of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology* 67: 495-504.
- Bentley, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 54: 815-20.
- Bentley, B. L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecological Systematics* 8: 407-427.
- Bentley, B. L. 1977b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* L. (Bixaceae). *Journal of Ecology* 65: 407-427.
- Bernays, E. A., Chapman, R. F. 1994. *Host-Plant Delection by Phytophagous Insectes*. Chapman and Hall, Inc. USA. 310p.
- Bilbro, J. D.; Undersander, D. W.; Fryrear, D. W., Lester, C. M. 1991. A survey of lignin, cellulose, and acid detergent fiber ash contents of several plants and implications for wind erosion control. *Journ. of Soil and Water Conserv.* 46(4): 314-316.
- Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecology Evolution* 9: 214-217.

- Bronstein, J. L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30: 150-161.
- Brown, W. L., Jr. 1960. Ants, acacias and browsing mammals. *Ecology* 41: 587-592.
- Bryant, J. P.; Chapin, F. S., Klein, D. R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Costa, F. M. C. B., Oliveira-Filho, A. T., Oliveira, P. S. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecological Entomology* 17: 363-365.
- Coutinho, L. M. 1992. O cerrado e a ecologia do fogo. *Ciência Hoje*, Volume especial Eco-Brasil. p.130-138.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Davidson, D. W. & Mckey, D. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenopteran Research* 2: 13-83.
- Del-Claro, K., Oliveira, P. S. 1993. Ant-homoptera interactions: do alternative sugar sources distract tending ants? *Oikos* 68: 202-206.
- Del-Claro, K.; Berto, V., Reu, W. F. 1996. Herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (VOCHYSIACEAE) in cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology* 12: 887-892.
- Del-Claro, K., Oliveira, P. S. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: Temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124: 156-165.
- Del-Claro, K. 2004. *Comportamento animal – uma introdução à ecologia comportamental*. Livraria e Editora Conceito, Jundiaí, 132p.
- Dethier, V. G. 1980. Evolution of receptor sensitivity to secondary plant substances with special reference to deterrents. *Am. Natur.* 115:45-66.
- Edwards, P. J., Wratten, S. D. 1981. *Ecologia das interações entre plantas e insetos*. Coleção Temas de Biologia, vol. 27. EPV, São Paulo, SP. p. 1-56.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, v. 38, n.2, p. 201-341.
- _____. 1994. Vegetação de Cerrado. In: PINTO, M. N. Coord. *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*. 2ª ed. Brasília: UnB/ SEMATEC. p. 9-65.

- Ferri, M. G. 1974. *Ecologia: temas e problemas brasileiros*. Belo Horizonte: Itatiaia/ São Paulo: EDUSP.
- Ferri, M. G. 1980. *Vegetação brasileira*. São Paulo: EDUSP/ Belo Horizonte: Itatiaia, 1980. 157p. (Reconquista do Brasil, 26).
- Freeman, A. B., Andon, D. A. 1983. Plants protecting plants: the use of insect feeding deterrents. *Scient. Hort.* 34: 48-53.
- Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the "cerrado" vegetation of central Brazil. *Journal of Ecology* 59: 411-419.
- Goodland, R. A , Ferri, M. G. 1979. *Ecologia do Cerrado*. Belo Horizonte, Itatiaia. 193 p. (Reconquista do Brasil, 52).
- Harborne, J. B. 1988. *Introduction to ecological biochemistry*. 3ª Edição, Academic Press, London, New York, S. Francisco. 242 p.
- Harborne, J. B. 1993. *Introduction to ecology biochemistry*. 4ª. Edição, Academic Press, Londres, 356p.
- Horvitz, C. C., Schemske, D. W. 1984. Effects of ants and an ant-tendend herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology* 65: 1369-1378.
- Inouye, D. H., Taylor, O. R. 1979. A temperate region plant-ant-seed predator system: consequences of extrafloral nectar secretion by *Helianthella quinqueres*. *Ecology* 60: 1-7.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- _____. 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitat (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith.) in eastern Mexico. *University of Kansas Science Bulletin*, 47: 315-558.
- _____. 1975. *The Ecology of Plants in the Tropics*. Studies in Biology nº 58. Edward Arnold. Londres. (Temas de Biologia, vol. 7).
- _____. 1980a. *Ecologia vegetal nos trópicos*. EPU e EDUSP, São Paulo.
- _____. 1980b. When is it coevolution? *Evolution* 18: 586-608.
- Joly, A. B. 1987. *Botânica: introdução à taxonomia vegetal*. 8ª ed. Compainha Editora Nacional. São Paulo. Pp. 413-414-418-419.
- Keeler, K. H. 1981. A model of selection for facultative nonsymbiotic mutualism. *American Naturalist* 118: 488-498.

- _____. 1989. Ant-plant interactions. *In: Plant-Animal Interactions*. Abrahamson W. G. (eds.) MCGRAW-Hill Book Companhia Cap.4. Pp. 207-242.
- Kelly, C. A. 1986. Extrafloral nectaries: ants, herbivores and fecundity in *Cassia fasciculata*. *Oecologia* 69: 600-605.
- Koptur, S. 1979. Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *American Journal of Botany* 66: 1016-20.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defence of *Inga* (Mimosoidea) saplings by ants. *Ecology* 65: 1787-1793.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediate interactions between insects and plants. *In: Insect-plant interactions*. Bernays, E. (ed.), vol. 4 CRC Press, Boca Raton. p. 81-129.
- Lopes, A. S. 1984. *Solos sob cerrado: características, propriedades, manejo*. 2ª ed. Piracicaba: POTA FOS. 162 p.
- Lowman, M. D. 1985. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of australian rainforest tree species. *Australian Journal of Ecology* 10: 7-24.
- Maiorana, V. C. 1978. What Kinds of plants do herbivores really prefer ? *The American Naturalist* 112: 631- 5.
- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relations to plant nitrogen content. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 11: 119-161.
- Mattson, W. J., Scriber, J.M. 1987. Nutritional ecology of insect folivores of woody plants: nitrogen, water, fiber and mineral considerations. *In: Slansky, F. and Rodriguez, J. G. (eds) Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates*. Wiley-Interscience Publication. p. 105-145.
- Mitchell, R. 1981. Insect behavior, resource exploitation, and fitness. *Annual Review of Entomology* 26: 373-396.
- Oliveira, P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional Ecology* 11: 323-330.
- Oliveira, P. S.; Silva, A. F., Martins, A. B. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential anti herbivores agents. *Oecologia* 74: 228-230.

- Oliveira, P. S., Oliveira-Filho, A. T. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in the western Brazil. *In: Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Price, P. W.; Lewinsohn, T. M.; Fernandes, G. W. and Benson, W. W. John Wiley and Sons, New York. p. 163-175.
- Oliveira, P. S., D. Marquis. 2002. (eds.) The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna. Columbia University Press, New York. 398p.
- Panizzi, A. e Parra, J.R. 1991. Ecologia nutricional e o Manejo Integrado de Praga. *In: Panizzi, A. e Parra, J. R. (eds) Ecologia Nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas*. São Paulo, Manole Ltda. p. 1-8.
- Price, P. W. 1984. *Insect Ecology*. Wiley-Interscience Publication New York. 607p.
- 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. **et al.** 1997.
- Price, P. W. 2002. Species interactions and the evolution of biodiversity, p. 3-25. *In: C. M. Herrera & O. Pellmyr (eds.), Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Oxford, Blackwell Science, 425p.
- Reu, W. F. 1995. *A função dos nectários extraflorais de Stryphnodendron polyphyllum (Mimosaceae) em vegetação de cerrado*. Monografia de Bacharelado em Ciências Biológicas. Universidade Federal de Uberlândia. 39 p.
- Ribeiro, J. F. e Walter, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do Biossoma Cerrado. *In: Cerrado: ambiente e flora*. SANO, SM; ALMEIDA, S.P. (eds). Planaltina: Embrapa - CPAC. pp. 89-152.
- Ribeiro, J. F.; Sano, S. M.; Macedo, J. e Silva, J. A.. 1983. *Os principais tipos fitofisionômicos da região dos Cerrados*. Planaltina: EMBRAPA - CPAC. 28 p. (EMBRAPA - CPAC. Boletim de Pesquisa, 21).
- Rhoades, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defence against herbivores. *In: Roenthal, G. A. and Janzen, D. H. (eds). Herbivores their interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York. pp. 4-45.
- Rodrigues, E.; Healey, P. L., Mehya, I. (eds). 1984. *Biology and chemistry of plant trichomes*. Plenum, New York. pp. 1-255.
- Sagers, C. L., Coley, P. D. 1995. Benefits and costs of defense in a neotropical shrub. *Ecology* 76(6): 1835-1843.

- Schemske, D. W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *Journal of Ecology* 68: 959-67.
- Schemske, D. W. 1982. Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology* 63: 932-41.
- Scriber, J. M. 1984. Nitrogen nutrition of plants and insect invasion. In: Hauck, R. D. (ed). *Nitrogen in Crop Production. Am. Soc. Agron. Public.* pp. 441-460.
- Scriber, J. M., Slansky, Jr, F. 1981. The nutritional ecology of ecology of immature arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 26: 183-211.
- Stephenson, A.G. 1982. The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. *Ecology* 63: 663-9.
- Walter, B. M. T. e Ribeiro, J. F. R. 1996. Fitossociologia de uma reserva ecológica de cerrado adjacente a plantios agrícolas. In: *SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO, 8.; INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON TROPICAL SAVANNAS, 1., 1996, Brasília, DF. Biodiversidade e produção sustentável de alimentos e fibras nos cerrados - Anais/ Biodiversity and sustainable production of food and fibers in tropical savannas - Proceedings.* Planaltina: EMBRAPA - CPAC. P. 242 - 248.
- Warming, E. 1973. Lagoa Santa. In: Warming, E; Ferri, M. G. Lagoa Santa; *A vegetação de cerrados brasileiros.* São Paulo: EDUSP/Belo Horizonte: Itatiaia, 1973. P. 284.
- Yano, S. 1994. Flower nectar of an autogamous perennial *Rorippa indica* as an indirect defense mechanism against herbivorous insects. *Researches of Population Ecology* 36(1): 63-71.
- Thompson, 2005. The geographic mosaic of coevolution. John N. Thompson (ed.). The University Chicago Press, Chicago, USA. 443p.

Capítulo 1

**Resultados condicionais em interações tri-tróficas:
Malpighiaceae, seus herbívoros e formigas no cerrado.**

1. Introdução

Insetos herbívoros podem utilizar vários tipos de tecidos, provocando danos nos vários estágios do desenvolvimento de uma planta (Crawley 1983). Portanto, o impacto da herbivoria sobre o valor adaptativo da planta estará relacionado ao tipo de tecido consumido (Marquis 1992). A herbivoria em massa sobre plantas com desenvolvimento lento pode levar a morte de plântulas e indivíduos adultos ocasionando extinção local. Diante disso, surgiram diferentes características nas plantas em resposta à pressão seletiva exercida pelos herbívoros, as quais podem ser estruturais, fisiológicas, químicas, fenológicas e relacionadas à história natural das plantas (revisado por Crawley 1983, Abrahamson 1989, Marquis 1992).

As plantas também podem receber proteção contra predadores, parasitas, doenças, toxinas e ocasionalmente competidores, associando-se a algumas espécies de animais (Boucher *et al.* 1982). Mutualismo pode ser definido como uma interação interespecífica envolvendo um benefício mútuo em termos de aumento no valor adaptativo para as espécies envolvidas (Bronstein 1998, Thompson 2005). Entre plantas e formigas, por exemplo, mutualismos são sistemas simbióticos, algumas vezes obrigatórios, nos quais as plantas podem fornecer local para nidificação (como troncos ocos, domátias, ramos mortos) e ou alimento (secreções ou corpúsculos nutritivos) para as formigas (revisado por Boucher *et al.* 1982, Koptur 1992, Davidson e McKey 1993); enquanto a presença, agressividade e ataque das formigas reduzem o dano vegetativo e reprodutivo causado por herbívoros, observado como o principal benefício obtido pelas plantas com a interação (Oliveira e Pie 1998). Muitos são os atrativos que a planta oferece para a presença e permanência das formigas sobre ela. A secreção dos nectários extraflorais é um dos recursos atrativos mais importantes (veja Del-Claro, 2004).

Nectários extraflorais (NEFs) são glândulas secretoras de néctar não envolvidas diretamente com a polinização (Fiala e Maschwitz 1991), podendo ser encontrados em todas as partes aéreas das plantas (Oliveira e Pie 1998), como nas lâminas foliares, raque, pecíolos, meristemas, estípulas ou perto de partes reprodutivas, mas também podem ocorrer em brácteas e cotilédones

de algumas espécies (Bentley 1977b, Elias 1983, Oliveira e Oliveira-Filho 1991, Morellato e Oliveira 1994). Portanto, em geral, encontram-se localizados fora das flores, particularmente em Angiospermas tropicais (Oliveira *et al.* 1987, Oliveira e Oliveira-Filho 1991). NEFs já foram encontrados em 68 famílias de angiospermas (Elias 1983), e uma de pteridófitas (Koptur *et al.* 1998), totalizando mais de 2200 espécies no mundo todo (Keeler 1979, 1989). Tais nectários são comuns em espécies mirmecófilas, assim como em plantas com interações facultativas com formigas (Beckmann e Stucky 1980, Fiala e Maschwitz 1991), sendo mais comuns em ambientes tropicais do que temperados (Bronstein 1998, Pemberton 1998, Oliveira *et al.* 1999, Oliveira e Del-Claro 2005).

A atividade padrão dos NEFs é de fácil percepção e mostra algumas correlações ecológicas interessantes (Bentley e Elias 1983). Primeiro, em contraste com os nectários florais, os extraflorais não têm normalmente um tempo específico para secreção de seu néctar, pois em geral, ele é produzido continuamente pela planta. Segundo, NEFs ativos são principalmente aqueles localizados em porções jovens da planta, geralmente acima dos 5 a 10 nódulos abaixo do meristema apical em desenvolvimento, dependendo do tamanho e espécie do vegetal. Segundo Bentley e Elias (1983) freqüentemente os nectários mais ativos são aqueles associados com porções reprodutivas. Terceiro, a maior atividade secretora é comumente encontrada no auge da estação de crescimento, em plantas de zonas temperadas, porém é contínua ao longo do ano em regiões tropicais úmidas e independe do estágio fenológico da planta. Trelease (1881) observou que em algumas espécies de *Populus*, na primavera, somente as folhas adultas possuem NEFs, ao contrário dos brotos novos, os quais possuem nectários em todas as folhas produzidas ao longo da estação de crescimento (*apud* Bentley 1977b). Adicionalmente, o ataque de insetos fitófagos pode aumentar a taxa de secreção de NEFs e este aumento está correlacionado positivamente com o aumento nos níveis de infestação (veja Bentley 1977 ab, Inouye e Taylor 1979, Elias 1983 e referências nesses).

Entretanto alguns autores propõem que na presença de um outro recurso alimentar, como uma lagarta de licenídeo ou um hemíptero (*Sternorrhyncha* ou *Auchenorrhyncha*), que oferecem exsudato (“honeydew”)

rico em açúcares e aminoácidos, as formigas minimizam o forrageamento no corpo da planta, diminuindo seu comportamento predatório de herbívoros. Becerra e Venable (1989) sugeriram que os NEFs teriam evoluído em função de defender as plantas de hemípteros mutualistas de formigas, por suprir as formigas com o néctar extrafloral, desviando-as dos insetos produtores de exsudato. Entretanto, alguns autores discordam dessas afirmações, demonstrando que as formigas associadas com membracídeos e afídeos não os abandonam para oferecer proteção à planta (Fiala 1990, Del-Claro e Oliveira 1993, Del-Claro 1995). Testes experimentais realizados em campo mostraram que herbívoros podem receber uma série de benefícios das formigas associadas, sendo a proteção contra predadores e parasitóides, o principal desses (Bristow 1983). Assim sendo, o papel dos NEFs contra a herbivoria ainda é um assunto que envolve grandes discussões (Réu 1995) e que os resultados dessas relações parecem ser sempre condicionais (Bronstein 1998), ou seja, dependem de variações em fatores bióticos e abióticos.

Nos Cerrados, o trabalho pioneiro que investigou a abundância de plantas com NEFs foi realizado por Oliveira e Leitão-Filho (1987). Em 1992, Costa *et al.* demonstraram que formigas limitam a herbivoria em folhas de árvores de *Qualea grandiflora* Mart., Vochysiaceae que possui NEFs. Todavia, nada se questionou sobre o efeito de formigas no sucesso reprodutivo de espécies portadoras de NEFs no cerrado.

O primeiro trabalho a demonstrar esse efeito no cerrado foi feito por Del-Claro *et al.* (1996) com *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae). Esses autores mostraram que a associação com formigas pode ser um dos mais importantes fatores no sucesso reprodutivo e vegetativo e o principal fator da abundância desta espécie de Vochysiaceae na área estudada, pois a boa produção de sementes resultou, no ano do estudo, da ação de formigas visitantes contra a herbivoria floral causada pelo besouro *Macroductylus pumilio* (Melolontinae). Plantas com formigas produziram em média 40% mais frutos do que as plantas onde as formigas foram excluídas. Entretanto, a proteção de plantas por formigas atraídas por nectários florais e extraflorais não possui um significado universal, pois há estudos em que esta proteção não foi evidenciada (O'Dowd e Catchpole 1983, Boecklen 1984, Rashbrook *et*

al. 1992). Para alguns autores as diferenças nos benefícios das associações entre formigas e plantas ocorrem devido às diferenças comportamentais entre as várias espécies de formigas, principalmente no que se refere à sua agressividade, fator que influencia na sua taxa de forrageamento e defesa de recursos (Hölldobler e Wilson 1990, Del-Claro e Oliveira 2000).

Apesar da importância dos NEFs na atratividade de formigas, a visitação desses himenópteros às plantas independe da presença de NEFs. Há diversas espécies de formigas arborícolas e mesmo algumas espécies de solo que forrageiam sobre plantas na procura de outros itens alimentares, como por exemplo, carne, em sua maioria fornecida pela predação de ninfas, larvas e adultos de outros insetos (Carrol e Janzen 1972, Hölldobler e Wilson 1990). No cerrado formigas visitam plantas não apenas no intuito de forragear, seja por néctar ou carne, mas também procurando por sítios de nidificação, como troncos ocos (Morais 1980).

Em sistemas envolvendo três ou mais níveis tróficos, como plantas, herbívoros e predadores, uma cascata trófica descreve os efeitos “topo-base” positivos do terceiro nível trófico sobre a biomassa, riqueza ou composição das espécies produtoras (Hairston *et al.* 1960, Polis *et al.* 2000). Assim, a ação das formigas reduzindo a densidade de herbívoros sobre as plantas pode reduzir as chances de exclusão competitiva entre as espécies tendo um efeito adicional e complementar na manutenção da típica alta diversidade de artrópodes na vegetação de cerrado (veja Price *et al.* 1995, Del-Claro 2004). Predadores, como as formigas, podem ainda ter um impacto significativo sobre outros predadores e parasitóides de herbívoros, resultando em efeitos diretos e indiretos sobre toda a comunidade vegetal (Del-Claro e Oliveira 2000).

2. Objetivos

Tendo em vista que:

1. A somatória dos levantamentos realizados no Cerrado, demonstrou que plantas com NEFs podem representar mais de 31% dos indivíduos presentes em uma área e podem estar presentes em 25% das espécies lenhosas da flora arbórea em diversas partes vegetais (Oliveira e Oliveira-Filho 1991).
2. Que formigas podem ser importantes predadores de outros artrópodes em áreas de cerrado, podendo representar o organismo de terceiro nível trófico com maior impacto sobre a ação dos herbívoros no cerrado (Del-Claro 2004),
3. Que a família Malpighiaceae é uma família comum no cerrado, havendo espécies com e sem NEFs, muitas das quais já com bom conhecimento de sua fauna de herbívoros e qualidades químicas e estruturais (Oki, 2005);
4. Que estudos que investiguem a ecologia de interações entre plantas e formigas em ambientes naturais representam atualmente um dos principais mecanismos para uma compreensão adequada da biodiversidade das interações (*sensu* Thompson 1994) e da conservação de ecossistemas naturais (Thompson 1994, 2005);

O presente estudo teve como objetivos principais investigar se:

1. em uma mesma área de cerrado, plantas vizinhas, pertencentes a mesma família, porém com distintas capacidades de defesa contra herbívoros são afetadas da mesma maneira pela presença ou ausência de formigas?
2. a fenologia dessas plantas interfere na ação dos herbívoros e na visitação das formigas?
3. os diferentes tipos de herbívoros respondem às diferenças nas plantas, e principalmente à presença ou ausência de formigas sobre as estruturas vegetais?
4. há reflexos das questões 1, 2 e 3 sobre o valor adaptativo das plantas hospedeiras das interações?

3. Material e Métodos

3.1. Área de estudo

O presente estudo foi realizado na reserva de cerrado, gradiente sentido restrito (Goodland 1971), do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), Uberlândia-MG. (18°57'S e 48°12'W) (Figura 1). Segundo a escala de Köopen, o clima é do tipo Aw megatérmico, com estações de seca e chuva bem definidas, podendo ocorrer altas temperaturas no verão (acima de 35°C) e geadas no inverno. As médias de precipitação e temperatura anual podem chegar a 1550 mm e 22°C, respectivamente (Rosa *et al.* 1991). Nesta área foram marcados 160 indivíduos de duas espécies da família Malpighiaceae *Byrsonima intermedia* A. Juss. e *Heteropteris pteropetala* H.B.K., nas quais foram observados dados fenológicos, as herbivorias foliar e floral e os visitantes: formigas, herbívoros e predadores destes.

3.2. Objetos de estudo – espécies vegetais

Byrsonima intermedia, conhecida como murici-pequeno, é uma espécie medicinal do cerrado. Produz inflorescências compostas por algumas dezenas flores amarelas e frutos do tipo drupa, e pode permanecer florida de agosto a março, de acordo com variações do ambiente e da região. Apresenta-se como árvores pequenas e arbustos, com variação entre 0,5 m até 2,5 m de altura. Na reserva de cerrado do CCPIU, estas plantas possuem porte arbustivo com variação de 0,5m a 1,20m (Figura 2.A) (Joly 1987, Silva Jr 2005). Já *Heteropteris pteropetala*, apresenta conjuntos de inflorescências com dezenas a centenas de flores com pétalas rosadas e estames amarelos, na região terminal dos ramos jovens e frutos do tipo sâmara. As folhas possuem um par de nectários extraflorais na região abaxial, próximos ao pecíolo. Nas folhas jovens que crescem junto com as inflorescências pode-se encontrar de 2 a 4 nectários, localizados na mesma região da folha (Silva Jr 2005). Estes nectários extraflorais são mais ativos do que os de folhas adultas, razão pela qual a maior visitação à planta seja nas regiões apicais (Figura 2.B), (Réu 1999, Silva Jr 2005).

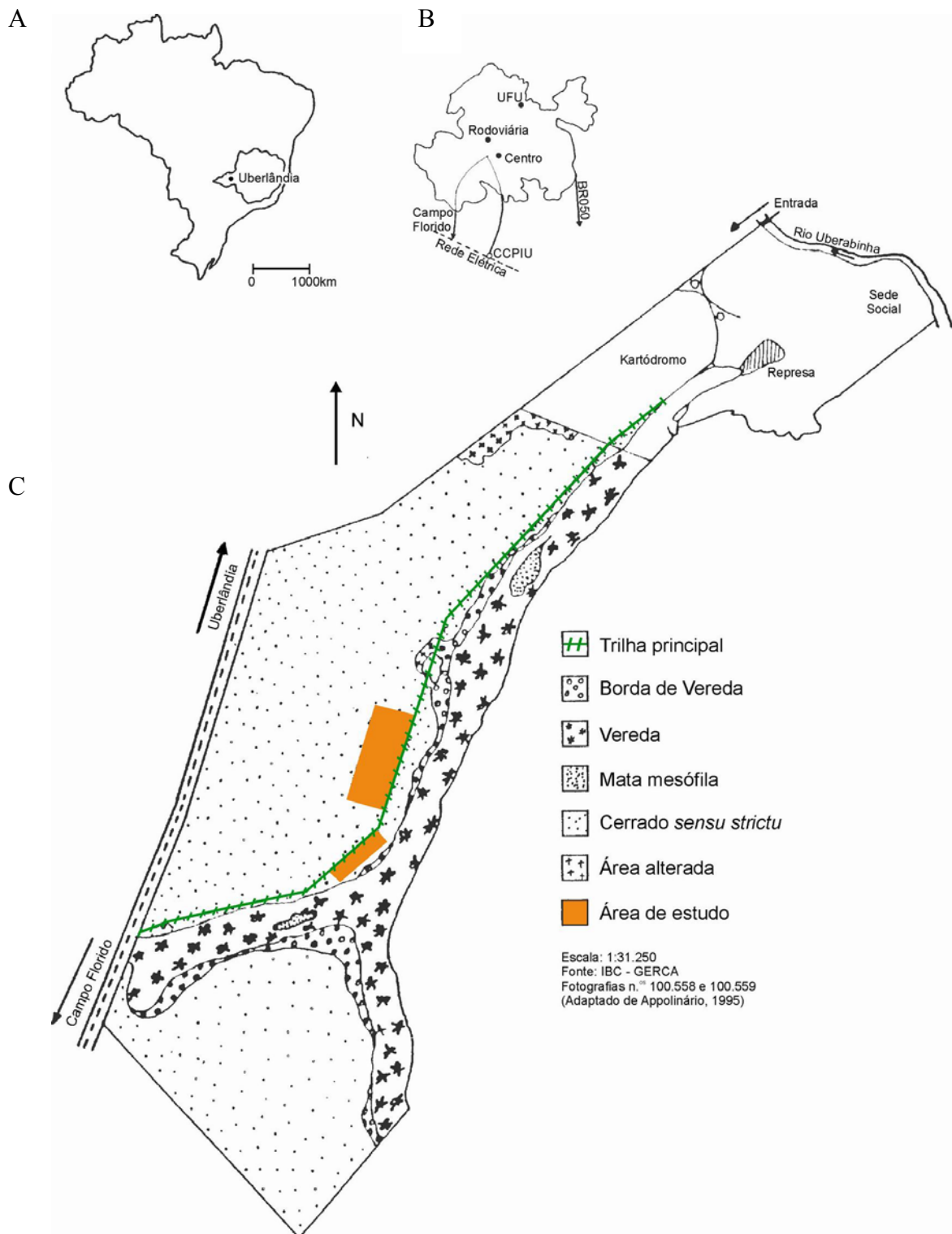


Figura 1. A. Localização do estado de Minas Gerais no território brasileiro e posição da cidade de Uberlândia no estado de Minas Gerais. B. Localização do Clube em relação à cidade de Uberlândia. C. Esquema de parte da reserva de Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG.



Figura 2. Ramos floridos de: A. *Byrsonima intermedia* A. Juss.; B. *Heteropteris pteropetala* H.B.K.

3.3. Padrões fenológicos

A fenologia das duas espécies estudadas foi registrada durante 24 meses, com início em janeiro de 2003 até dezembro de 2004. As 160 plantas marcadas no campo, 80 indivíduos de *Byrsonima intermedia* e 80 indivíduos de *Heteropteris pteropetala*, foram observadas semanalmente (Figura 3). A cada visita às áreas foram observados todos os exemplares marcados de cada espécie e anotadas informações sobre a altura, abscisão foliar, o número e a morte dos ramos de brotamento e o brotamento das gemas, a produção de flores e frutos e a dispersão destes últimos. Tais informações foram comparadas com dados climáticos mensais, nos dois anos do estudo, obtidos na estação meteorológica da Universidade Federal de Uberlândia.

Portanto, as variações fenológicas foram analisadas separadamente como adaptações vegetativas e reprodutivas (Rizzini 1976, Batalha 1997). As espécies foram classificadas quanto à(s) forma(s) de vida, segundo o conceito de Raunkiaer 1934 (*apud* Batalha 1997) e quanto à(s) síndrome(s) de dispersão (Pijl 1972 e Ridley 1930, *apud* Batalha 1997). A análise das variações fenológicas foi realizada de acordo com a metodologia de Mantovani e Martins (1988).

3.4. Fauna presente nas plantas: formigas e herbívoros

O número e espécies de formigas presentes nas 40 plantas controle de cada espécie e as ordens, famílias e espécie(s) ou morfoespécies de herbívoro(s) nos 40 ramos controle e 40 tratamento de cada espécie foram observados e anotados em cada visita semanal. Exemplares destas formigas e herbívoros foram coletados em plantas não experimentais para posterior identificação.

Os dados de quantidade e identificação das formigas e herbívoros observados foram agrupados a cada quatro visitas ao campo, para saber qual eram a riqueza e abundância de espécies presentes nos dois grupos experimentais nos meses do estudo (N= 21).

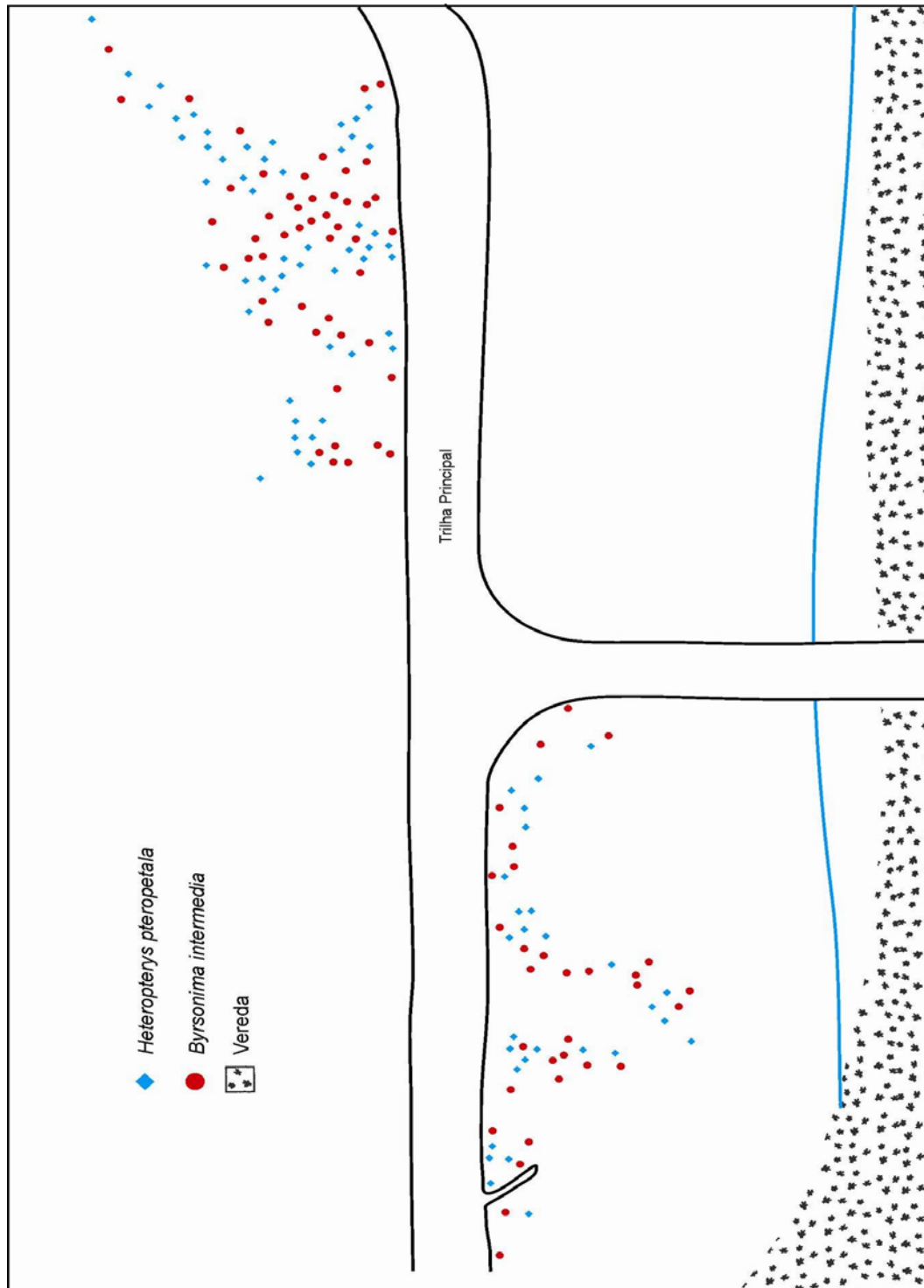


Figura 3. Área de estudo e localização dos indivíduos marcados nesta, na reserva de cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, C.C.P.I.U., Uberlândia, M.G.

3.5. Herbivoria Foliar

Para detectar a herbivoria foliar, nas duas espécies de Malpighiaceae, os indivíduos marcados de cada espécie (N=80) foram divididos em dois subgrupos com 40 arbustos em cada um. Esses quatro subgrupos de 40 plantas foram, então, denominados, por sorteio, como tratamento e controle. Os dois grupos controle, um de cada espécie, foram mantidos em seu estado natural. Já os dois grupos tratamento receberam, no caule, a 10 cm do solo, uma resina atóxica (Tanglefoot®), que impediu a passagem de formigas nas plantas. Foram retiradas as formigas presentes nas plantas no início do estudo (momento do tratamento inicial) e durante os meses de estudo, caso estas fossem encontradas nas plantas tratamento. Todas as estruturas ao redor dos indivíduos tratamento, que pudessem servir de ponte para as formigas terem acesso aos espécimes tratamento, foram removidas.

Para as medidas de herbivoria foi utilizado o método contínuo, que permite uma análise da evolução ou estabilidade dos danos foliares nas folhas marcadas por determinado tempo. Portanto, em cada planta tratamento e controle foram marcadas 10 folhas aleatoriamente, totalizando 1600 folhas. Estas foram monitoradas no início do experimento, Março de 2003, e a cada três meses a partir desta data, totalizando 7 medições em 21 meses de acompanhamento. Neste período foi medida a percentagem de herbivoria, ou seja, as mesmas folhas foram observadas continuamente sem serem destacadas da planta, evitando, assim, a perda de área fotossintetizante e a subestimação dos níveis de herbivoria ao não contabilizar as áreas das folhas que pudessem ter sido 100% predadas, como foi sugerido por Lowman (1984).

As medidas de percentagens de herbivoria foliar seguiram o modelo de Dirzo e Domingues (ANO), que consiste em agrupá-las em intervalos. No presente estudo, optou-se por intervalos de 5 em 5% (por cento) para verificar diferenças mínimas da ação dos herbívoros nas folhas.

Diante de ramos secos, doentes ou totalmente danificados por evidente ação de insetos predadores, as folhas, marcadas e acompanhadas nos mesmos, foram consideradas com 100% de herbivoria, sendo sorteadas

outras folhas para continuarem sendo acompanhadas. Dessa forma, em cada planta, sempre havia dez folhas marcadas e sendo continuamente acompanhadas. No caso de perda de folhas marcadas não decorrentes da ação de herbívoros, como um ramo quebrado por ação abiótica, por exemplo, novas folhas foram sorteadas na mesma planta para repor estas.

3.5. Herbivoria floral e formação de frutos

A herbivoria floral foi medida por meio da marcação de três inflorescências em cada planta, marcados dois grupos experimentais, controle e tratamento, nas duas espécies estudadas, *Byrsonima intermedia* (Figura 2.A) e *Heteropteris pteropetala* (Figura 2.B). Assim sendo, 120 inflorescências foram marcadas em cada grupo, tratamento ou controle, para cada espécie, num total de 480 inflorescências, somando-se as duas espécies.

Foram observados os visitantes florais e identificados os principais herbívoros florais nas duas espécies de Malpighiaceae. Com um contador de células obteve-se o número de botões florais e de flores totais formados por inflorescência marcada. Após a floração, foi contado o número total de frutos formados em cada inflorescência.

3.7. Testes Estatísticos: organização dos dados experimentais

Os dados obtidos foram organizados no pacote estatístico *Statistica* e tanto a estatística descritiva quanto as demais análises foram processadas nesse programa. Para comparação das medidas de herbivoria nos dois grupos experimentais foi utilizado o teste ANOVA para medidas repetidas. Todos os dados foram corrigidos por “arc sin x” para sua normalização. O teste “U”, de Mann-Whitney, foi utilizado para evidenciar as diferenças de produção de frutos formados por botões florais produzidos nos dois grupos.

4. Resultado e discussões

4.1. Padrões fenológicos

As duas espécies vegetais em questão apresentam-se simpátricas (Figura 3), porém não sincrônicas, pois apresentam adaptações vegetativas e reprodutivas distintas.

4.1.1. Adaptações vegetativas

Como adaptações vegetativas foram consideradas as épocas de abscisão foliar, morte dos ramos de brotamento, manutenção das folhas maduras e brotamento (folhas jovens). As espécies de cerrado, bem como aquelas de outras formações estacionais, apresentam variações sazonais quanto à produção de folhas, flores e frutos, que representam adaptações a fatores bióticos ou abióticos (Schaik *et al.* 1993), como a temperatura, umidade, pluviosidade, além de predadores e polinizadores. Tais adaptações são determinadas por características genéticas de cada espécie (Salisbury e Ross 1992).

O menor crescimento, maior deciduidade foliar e morte de ramos de brotamento foi evidente:

- a partir de abril e maio, atingindo seu máximo em junho para *B. intermedia*, época em que a planta permaneceu somente com folhas maduras (Figura 4C), sendo que cerca de 10% destas ($9,7 \pm 1,3$, $x \pm SD$) encontravam-se secas por ação das lagartas de Lepidoptera, que as usaram para fazer seus abrigos; e,
- de julho a setembro, com um máximo em agosto para *H. pteropetala*, que teve alguns exemplares sem folhas e outros somente com folhas já maduras (Figura 5C).

Este período está compreendido naquele mais seco do ano, de junho até setembro, quando ocorre diminuição de pluviosidade e da temperatura média mensal (Figura 4B e 5B), há queda na umidade relativa média mensal (Figura 4A e 5A) (Martins 1982) e no comprimento do dia (Batalha 1997). Estes resultados confirmam aqueles obtidos em outras regiões de cerrado do

Brasil com espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas, como observado em Mogi-Guaçu por Mantovani e Martins (1988), em Cuiabá por Nascimento *et al.* (1990) e em Brasília por Morais *et al.* (1995).

A queda total ou parcial de folhas maduras em alguns indivíduos de *H. pteropetala* pode ter sido estimulada, além da própria idade da folha, por fatores ambientais, principalmente a seca e a deficiência de nitrogênio (Mohr e Schopfer 1995). Portanto, a abscisão foliar seria uma adaptação vegetativa contra a perda de água, carbono e nutrientes (Rizzini 1979, Mohr e Schopfer 1995), principalmente nos períodos com condições desfavoráveis. A perda foliar foi observada e discutida por Velazco (1997), para *B. intermedia* e *H. byrsonimaefolia*, como uma estratégia de redução da área transpirante, o que ocasiona uma menor perda de água; tal fato permitiu que as folhas que permaneceram nas plantas tivessem boas condições hídricas. Além da queda foliar, existem outras estratégias de resistência à seca, como o fechamento dos estômatos durante parte do dia (Sarmiento *et al.* 1985, Perez e Moraes 1991). De acordo com alguns autores, o que ocorre, antes da abscisão, é a transferência de alguns nutrientes destas folhas maduras para outros órgãos vegetais, aumentando não só as possibilidades de sobrevivência das plantas perenes como sua produtividade (White 1972, Bloom *et al.* 1985, Thornton e Millard 1993); isto ocorre principalmente com o nitrogênio e o fósforo usados, respectivamente, no crescimento e na reprodução (floração) (Raven, 1997).

As médias de altura apresentaram variação nas duas espécies de Malpighiaceae no início e final do experimento. A altura média (em metro) de *H. pteropetala* no início do experimento foi de $1,12 \pm 0,47$ ($x \pm SD$) e, no final deste, a média dos mesmos indivíduos foi de $1,41 \pm 0,53$ ($x \pm SD$). Os 80 indivíduos de *B. intermedia* também apresentaram um crescimento moderado, sendo que a média da altura no início do experimento era de $0,89 \pm 0,26$ ($x \pm SD$) e, no final, dois anos depois, esta foi de $0,96 \pm 0,3$ ($x \pm SD$). Nos meses mais secos, de maio a julho, ocorreu a dormência das gemas de *B. intermedia*, o que pôde ter sido induzida por baixas temperaturas, variação do fotoperíodo ou estresse hídrico (Figueiredo e Dietrich 1981, Salisbury e Ross 1992). De acordo com Salatino (1993), as espécies de cerrado, plantas adaptadas a ambientes pobres em nutrientes, apresentam um crescimento

lento, baixos teores de proteínas, altos conteúdos de substâncias fenólicas e tendem à esclerofilia, como observado por Velazco (1997) para *B. intermedia* e *H. byrsonimaefolia* no cerrado de São Carlos (SP). Isto pode explicar o menor crescimento na época seca nas duas espécies deste estudo no cerrado mineiro.

O maior crescimento foi notado de outubro a março, meses mais quentes, com maiores taxas de pluviosidade (Figura 4B e 5B) e umidade relativa média mensal (Figura 4A e 5A), além de maior comprimento do dia. Período que compreende a floração e frutificação em *B. intermedia* e brotamento, floração e início da frutificação de *H. pteropetala* (Figura 4C e 5C). A produção de algumas auxinas, responsáveis pelo crescimento, é inibida pela diminuição do comprimento do dia. À medida que o fotoperíodo aumenta, estas substâncias passam a ser sintetizadas novamente, e a planta retoma seu desenvolvimento (Salisbury e Ross 1992), procurando maximizar sua produtividade (Schaik *et al.* 1993). Neste período de brotamento, as reservas de carboidratos e nutrientes conferem àquelas espécies que as possuem um alto valor competitivo (Cannel e Dewar 1994), o que ocorre a partir de julho para *B. intermedia* (Figura 6) e setembro para *H. pteropetala* (Figura 7).

H. pteropetala apresentou um período de dormência das gemas maior do que *B. intermedia*, compreendido do final de junho a agosto. No campo foi possível verificar o brotamento (folhas jovens e botões florais) a partir de setembro nos dois anos de estudo (Figura 7), época em que ocorreram aumentos acentuados da pluviosidade e da temperatura (Figura 5B), como também da umidade média relativa do ar (Figura 5A) e da reposição de água no solo, que se iniciam a partir do final de setembro. Tais observações também foram feitas por Figueiredo e Dietrich (1981) e Martins (1982). Segundo Mantovani e Martins (1988), o padrão fenológico vegetativo está relacionado às adaptações reprodutivas.

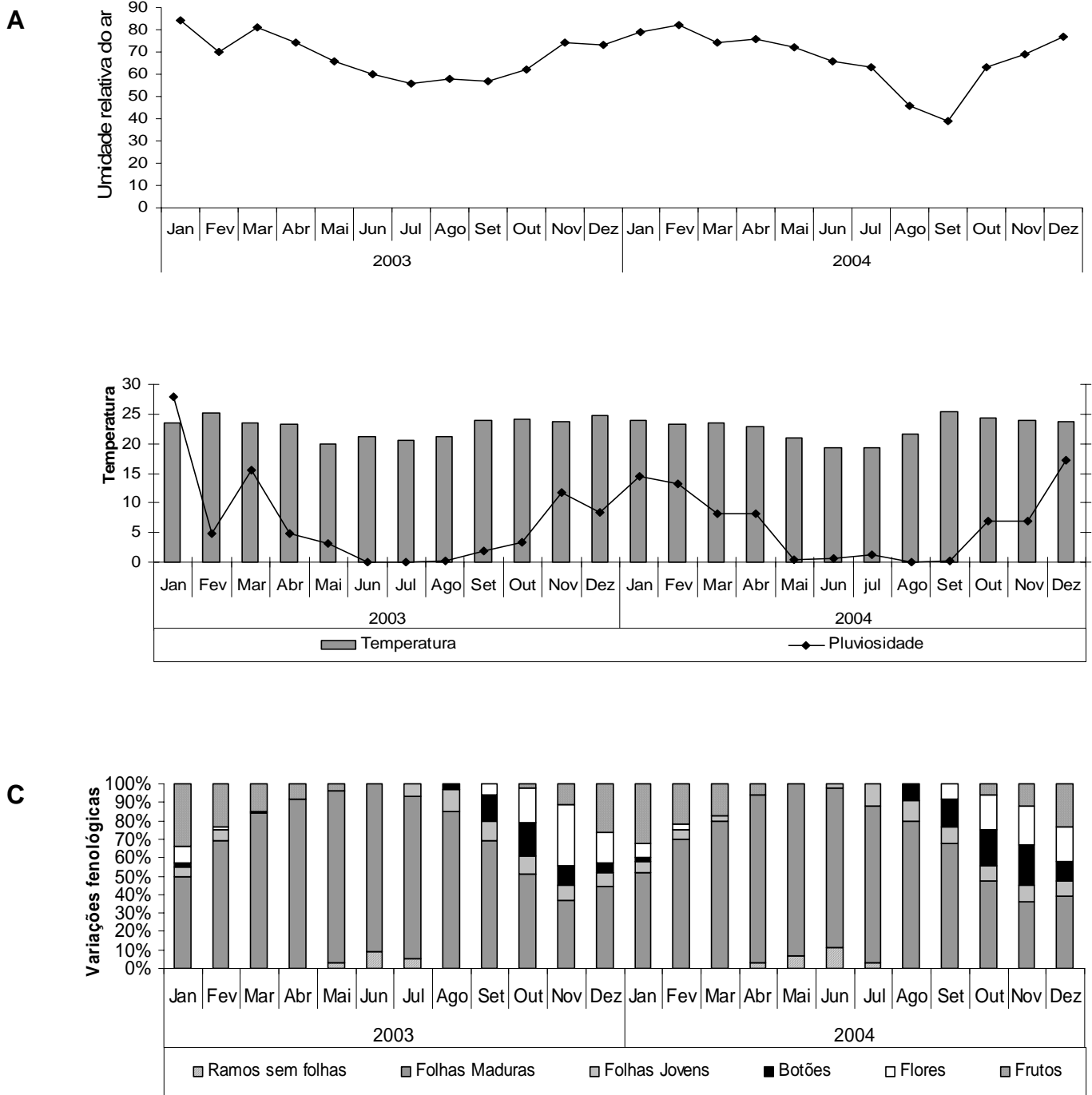


Figura 4. Dados climáticos – umidade média relativa do ar (A); temperatura e pluviosidade (B), e fenologia de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (C), no cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG, entre janeiro de 2003 e dezembro de 2004.

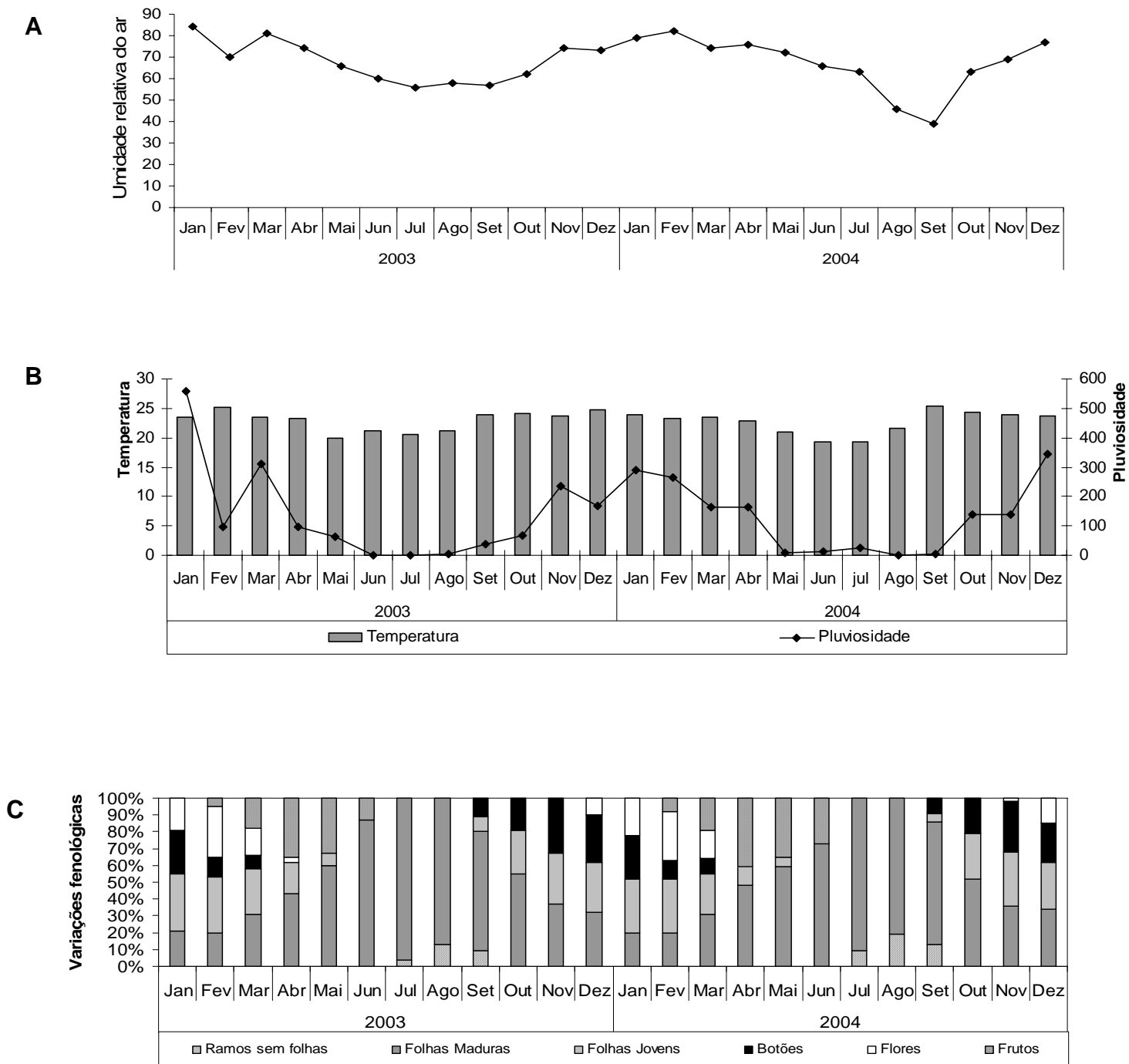


Figura 5. Dados climáticos – umidade média relativa do ar (A); temperatura e pluviosidade (B), e fenologia de *Heteropteris pteropetala* H.B.K (C), no cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG, entre janeiro de 2003 e dezembro de 2004.

4.1.2. Adaptações reprodutivas

Como adaptações reprodutivas foram consideradas a formação de botões, período de floração e frutificação, além da síndrome de dispersão dos diásporos.

A floração nas duas espécies ocorreu em períodos diferentes, entre setembro e abril, pouco após o início das chuvas, e atingiu seu valor máximo em novembro para *B. intermedia* (Figura 4) e em janeiro para *H. pteropetala* (Figura 5). Outros autores observaram o mesmo padrão em outras áreas, pois, neste período, a pluviosidade, o comprimento do dia, a temperatura e a umidade relativa média mensal são maiores e estão diretamente relacionadas com o aumento da floração (Mantovani e Martins 1988).

A produção de frutos também ocorreu em épocas diferentes. Em *B. intermedia* ocorreu imediatamente após as primeiras flores aparecerem no campo, no início do período chuvoso, de outubro ao começo de abril, com frutos disponíveis durante a época chuvosa, comum para espécies com dispersão zoocórica (Figura 4 e 6).

B. intermedia é encontrada na área estudada como espécie arbustiva, atingindo até 1,5m de altura (Figura 6). Porém, em áreas de cerrado de outras regiões, como em Vassununga (Batalha 1997) e na ARIE Pé-de-Gigante (Batalha 1997, Oki 2005), chega a atingir até 3,0m de altura; nestas áreas se apresentam como espécies arbustivo-arbóreas. Sarmiento e Monasterio (1984) discutiram que se as árvores e os arbustos têm sistemas radiculares profundos e acesso à água durante todo o ano, conforme indicaram Rawitscher (1942) e Ferri (1944) em Batalha (1997), existiria uma vantagem adaptativa em se reproduzir, ou ao menos iniciá-la, na estação seca e reservar à estação chuvosa a função de acúmulo de reservas, além da disponibilidade de diásporos, no caso de zoocoria. Janzen (1980) sugere que a reprodução na época seca pode favorecer a atividade dos insetos polinizadores pela ausência de chuvas fortes, que provocariam danos às flores, e pela deciduidade foliar, que tornaria as flores mais visíveis. Não foi observada perda foliar na época da floração de *B. intermedia*, pois, de qualquer forma, suas inflorescências são bem visíveis, tanto pela coloração quanto pela quantidade e posição na planta (Figura 6). A perda foliar ocorre

antes do brotamento (Figura 4C). De qualquer forma, *B. intermedia* apresentou um longo período de frutificação na época de maior calor e umidade, quando seus frutos carnosos se mantêm atraentes por mais tempo, facilitando sua dispersão, apresentando o mesmo padrão observado por Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger (1983) e por Miranda (1995).

H. pteropetala frutificou a partir de fevereiro com um máximo em abril - início da estação seca. Como em *B. intermedia*, a frutificação se iniciou logo após a floração. Esse padrão de florescimento e de frutificação tardios na estação chuvosa é encontrado, também, em savanas de outras regiões tropicais (Sarmiento e Monasterio 1984), sendo característico de plantas com dispersão anemocórica e autocórica. Como os frutos devem amadurecer logo após a sua formação, o período de frutificação mais intensa para as espécies com esta síndrome de dispersão deveria estar concentrado na estação (Mantovani e Martins 1988).

De fato, isso foi visto para *H. pteropetala* na atual área estudada, resultado, também, observado por Miranda em 1995 no estado do Pará. Nas duas regiões observou-se que os frutos anemocóricos são secos e, desse modo, para a liberação das sementes, seu pericarpo sofre um processo de desidratação, que acaba por provocar sua deiscência por tornar-se mais leve. Augspurger e Franson (1987) observaram que, em áreas de clima sazonal, a dispersão dos diásporos anemocóricos é mais eficiente na estação seca. A deciduidade foliar parcial ou total observada em *H. pteropetala* também pode facilitar a dispersão dos frutos (Matthes *et al.* 1988). Outros estudos sobre padrões fenológicos em outras formações vegetais de clima sazonal mostraram padrões similares ao do cerrado, ou seja, queda de folhas na estação seca, brotamento após as primeiras chuvas, floração na segunda metade da estação chuvosa e frutificação no final da estação chuvosa com frutos disponíveis na estação seca – para espécies



Figura 6. Fenologia de *Byrsonima intermedia* A. Juss.. **A.** Final de agosto, começam a aparecer os primeiros botões florais no campo, com número máximo em novembro - início da reprodução; **B.** Setembro – início da floração; **C.** Outubro – floração; **D.** Detalhe de uma inflorescência; **E.** Dezembro e Janeiro – frutificação, maior parte das plantas com frutos, poucas flores.; **F.** Detalhe de uma infrutescência, frutos disponíveis durante a segunda metade da estação chuvosa.



Figura 7. Fenologia de *Heteropteris pteropetala* H.B.K.. **A.** Início de setembro, brotamento, no caso a planta perdeu todas as folhas em julho; **B.** Setembro, folhas adultas de uma planta que não perdeu suas folhas; **C.** Formação de botões e folhas jovens **D.** Detalhe do broto; **E.** Novembro – botões mais visíveis; **F.** Dezembro a Março – Botões e flores; **G.** Frutos presentes no início da estação seca – principalmente em maio e junho; **H.** planta controle antes de perder suas folhas – julho –, cerca de 20% das plantas perderam as folhas em julho na área do estudo.

anemocóricas -, e floração logo após o brotamento e na primeira metade da estação chuvosa, com frutificação mais dispersa, distribuída ao longo de toda a estação chuvosa – para espécies zoocóricas (Frankie *et al.* 1974, Morelato *et al.* 1989). Deste modo, *Byrsonima intermedia* é uma espécie zoocórica, e *Heteropteris pteropetala* é anemocórica.

Sabendo-se que a fenologia é a análise do periodismo, ou seja, o estudo do tempo de ocorrência dos eventos do ciclo de vida, o estudo dos padrões fenológicos é importante para a compreensão da dinâmica de comunidades vegetais (Fournier 1969), suas estratégias adaptativas em relação a fatores bióticos e abióticos em diferentes épocas do ano.

Portanto, os dados aqui encontrados, para as duas espécies de Malpighiaceae, sobre as variações fenológicas vêm, de modo geral, corroborar os resultados encontrados para as mesmas e outras espécies de Malpighiaceae e outras famílias vegetais em trabalhos realizados em diversas reservas do cerrado brasileiro.

4.2. Fauna presente nas plantas: formigas e herbívoros

Capítulo 2

**História natural e biologia de *Chlamisus minax*
Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae).**

1. Introdução

A ordem Coleoptera, com mais de 227.000 espécies, é o maior grupo animal, correspondendo a cerca de 23% de todos os animais descritos (Gullan e Cranston 1994). Atualmente, estudos revelam que os besouros podem chegar a 350.000 espécies, considerando o grande número de insetos a serem estudados, especialmente nos trópicos. (Buzzi e Miyazaki 1999).

Os Chrysomelidae são uma das três famílias de besouros mais importantes. Há cerca de 40.000 espécies existentes no mundo, mas, provavelmente, 1.000.000 de espécies existiram desde o período Jurássico, quando eles surgiram, mais tarde diversificando-se durante o período Cretácio, com o surgimento de plantas com flores (Jolivet *et al.* 2004).

Poucas famílias de besouros têm sido estudadas tão profundamente como os crisomelídeos. Isso não ocorre somente por sua importância econômica, mas, também, por suas variedades de formas e comportamentos tão interessantes (veja Jolivet *et al.* 2004 e suas citações). Membros de importantes subfamílias de Chrysomelidae, como Criocerinae, Eumolpinae, Galerucinae, Alticinae, Hispinae, Chlamisinae e Chrysomelinae, são de grande interesse econômico por serem pragas agrícolas (Jolivet *et al.* 1988). Entretanto, diante da grande diversidade de besouros crisomelídeos, poucos estudos têm por objetivo sua história natural, biologia e dinâmica populacional, com poucas pesquisas realizadas no campo, principalmente nos trópicos (Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto 2003).

A tribo Chlamisini é uma unidade monofilética bem definida em “Camptosomata”, um grande grupo de crisomelídeos comedores de folhas, definidos como tendo todos seus estágios larvais no interior de uma carapaça protetora (Reid 1991). Chlamisini é uma tribo pantropical, com grande diversidade nas regiões neotropicais e nas Américas, onde a tribo é mais diversa, e *Chlamisus* é o gênero mais comum (Reid 1991). Os trabalhos sobre *Chlamisus* são restritos a descrições taxonômicas (e.g. Bokermann 1964) e de suas plantas hospedeiras (Jolivet 1978).

A vegetação do cerrado cobre cerca de 25% das áreas originais naturais do Brasil, sendo considerado a mais diversa savana tropical do

mundo e, relativamente, muito pouco conhecida, principalmente no que se refere aos besouros da família Chrysomelidae nesse sistema (Oliveira e Marquis 2002).

2. Objetivos

Não é conhecido qualquer estudo sobre comportamento e ecologia de *Chlamisus* conduzido na vegetação de cerrado. O objetivo deste estudo foi fornecer informações colhidas por meio de observações sobre a biologia, a história natural e o comportamento de *Chlamisus minax* Lacordaire em uma área natural de vegetação de cerrado no sudeste do Brasil. As larvas deste besouro são os principais herbívoros florais de *Heteropterys pteropetala* (HBK), uma Malpighiaceae arbustiva, entre os meses de outubro e fevereiro.

Como todo Chrysomelidae, Camptosomata, os besouros da subfamília Chlamisinae são primariamente fitófagos, alimentando-se de partes da planta hospedeira (Erber 1988). As larvas de Chlamisinae podem ser consideradas oligófagas ou monófagas (Erber 1988). Desse modo, investigamos se *C. minax* alimenta-se, exclusivamente, em *H. pteropetala* e que partes da planta servem de alimento para as larvas e para os adultos.

3. Material e métodos

O trabalho de campo foi conduzido entre setembro de 1998 e maio de 2000 e de janeiro de 2003 a dezembro de 2004 em uma reserva de cerrado em Uberlândia, Minas Gerais. O clima na região é classificado como Aw, de acordo com Köppen, apresentando estações secas e chuvosas bem caracterizadas (Appolinario e Schiavini 2002, Araújo *et al.* 1997). A área de estudo foi marcada em uma reserva natural do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU - 48°17' W; 18°58' S). Naquela área com 628 hectares, o cerrado (estrito sensu) é característico. (Appolinario e Schiavini 2002).

A reserva é cortada por uma estrada. Em um primeiro momento, foram estabelecidos cinco transectos perpendiculares a ela. Cada transecto media 100 metros de comprimento com distância de 50 metros entre cada um. Nestes, entre setembro e dezembro de 1998, examinou-se todas as plantas presentes (0,5 – 1,5m de altura); nos dois metros de cada lado de cada transecto houve procura por ovos, larvas e adultos de *C. minax* uma vez por semana. Observou-se que muitas espécies arbustivas de Malpighiaceae ocorrem em pequenos agrupamentos, como ocorre com *H. pteropetala*, a principal planta hospedeira de *C. minax*. Em dezembro de 1998 foi escolhido, ao acaso, um destes agrupamentos (0,5 hectare) e marcadas todas *H. pteropetala* existentes neste quadrante, um total de 40 arbustos. Assim, entre dezembro de 1998 e maio de 2000, semanalmente, cada planta marcada foi examinada, com anotações acerca da presença de ovos, larvas e adultos de *C. minax* e, também, dando atenção à posição deles na planta. Uma vez por mês, dados fenológicos de cada arbusto – como a presença de folhas jovens, botões, flores e frutos – eram registrados. Foram coletados dados das larvas e adultos – como tamanho, se eles estavam se alimentando ou não, características do comportamento alimentar e se havia algum inimigo natural presente, bem como quais seriam as respostas comportamentais das larvas e dos adultos na presença do inimigo. Para os adultos, foi registrado seu comportamento sexual. Todas as observações comportamentais foram feitas de acordo com o método “amostragem de todas as ocorrências” (Altman 1974, Del-Claro 2004). Durante a estação de floração de 1999 (outubro –

janeiro), uma inflorescência de cada planta foi coberta com um saco de filó em dez arbustos diferentes. Cada inflorescência possuía cinco ovos de *C. minax*. Este procedimento foi feito para permitir uma observação seqüencial do desenvolvimento larval do ovo até a fase adulta, diretamente no campo. O número de botões florais comidos pelas larvas também foi registrado semanalmente. Entre janeiro de 2003 e dezembro de 2004 todas as observações de biologia e história natural no campo foram ratificadas a fim de evidenciar ou não variação temporal no desenvolvimento dessa espécie.

Dados climáticos foram obtidos na Estação Climatológica e Recursos Hídricos da Universidade Federal de Uberlândia (UFU). Espécimes representativos foram depositados na coleção entomológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZ – USP) e no Museu de Biodiversidade do Cerrado (MBC - UFU).

É difícil determinar exatamente a mudança entre cada estágio larval em besouros Camptosomata devido à existência da carapaça protetora (Erber 1988). Pierce (1982) notou quatro estágios larvais para o *E. canadensis* Pierce (Chlamisinae). Nas larvas de *C. minax* foram vistos seis estágios morfométricos e este completa o seu desenvolvimento em torno de três meses (figura 2). Este longo período larval é comum para muitas espécies Camptosomata (Erber 1988). Até o quarto estágio larval, foi percebida a transição entre os estágios por uma mudança conspícua do comportamento da larva. As larvas de Camptosomata permanecem dentro de sua carapaça com o abdômen curvado, em forma de ferradura. Por um lado, isto permite que a larva remova suas fezes do ânus com suas mandíbulas e, juntamente com a saliva e pêlos vegetais (tricomas), os quais a larva intercala ao excremento, construa a carapaça larval.

De outro lado, possuir um abdome largo previne que a carapaça seja perdida (Erber 1988), ou seja, o abdome se adequa e adere-se à parede interior da carapaça. À medida que a larva cresce, esta constrói sua carapaça com um diâmetro cada vez maior, mantendo o encaixe. Durante a ecdise, a larva fez um movimento de 180° dentro da carapaça, exibindo, por alguns minutos, seu abdômen (figura 2), estendendo-o e, depois, retornando a sua posição normal. Depois deste estágio, a larva começa a aumentar sua carapaça.

4. Resultados e discussões

Devido às suas características peculiares não foram encontrados problemas na identificação de ovos, larvas, pupas ou adultos de *C. minax* no campo. As fêmeas de *C. minax* cobrem seus ovos com um manto (figura 1), sendo este comportamento um padrão comum de todas as subfamílias de Camptosomata. Após a eclosão, a larva constrói uma carapaça protetora a partir do manto que cobre o ovo, o qual ela vai alargando a medida que esta cresce (figura 1). Por esta razão, *C. minax*, como outros Camptosomata, podem ser chamados de “coleóptero chapéu” ou, como são conhecidos, no mundo todo, “portadores de casulo” (*casebearers*; Erber 1988). A aparência dos adultos varia de coloração, padronização, espécies uniformemente escuras e, por vezes, espécies com brilho metálico (Erber 1988). Os adultos de *C. minax* são amarelo-caramelo com algumas pequenas manchas pretas. Na vegetação do cerrado, este Chlamisinae é espécie monófaga, alimentando-se, exclusivamente, da Malpighiaceae *H. pteropetala*. Seus ovos ou larvas nunca foram encontrados em outras espécies de plantas. Ocasionalmente, foram encontrados adultos visitando ou pastando em outras espécies, mas nunca se alimentando de suas estruturas. *C. minax* é um besouro univoltino, começando seu ciclo na metade de outubro, depois das primeiras chuvas da primavera em setembro. Os adultos emergem do estágio pupal, o qual ocorre no interior da carapaça que cai da planta hospedeira em torno de abril – e permanece, até outubro, no chão, quando os novos adultos saem de sua diapausa (figura 2).

É possível que adultos mais velhos possam, também, entrar em fase de diapausa no mesmo período. De acordo com Wood 1966, *Chlamisus cibripennis* entra em diapausa durante o inverno e só a deixam com a elevação da temperatura no meio do outono, isto em clima temperado. Porém, tal fato não foi observado nem no campo nem em condições de laboratório para *C. minax* na região tropical. O período de emergência dos adultos também começa na estação reprodutiva de *H. pteropetala* (figura 3).



Figura 1. (A) Ovo de *Chlamisus minax* (Chlamisinae); (B) o primeiro estágio larval alimentando-se em botões da planta hospedeira de *Heteropterys pteropetala* (Malpighiaceae). (C) mostra a larva com giro de 180° com seu abdome para fora. (D) *Camponotus crassus* Mayr alimentando-se no nectário extrafloral de *H. pteropetala*.

Como é sabida, a variação no período chuvoso pode ter uma forte influência nas atividades vitais de insetos e nas de suas plantas hospedeiras (Del-Claro e Oliveira 2000), e, também, a disponibilidade de plantas hospedeiras pode influenciar fortemente a dinâmica populacional de insetos herbívoros (Wolda 1980, 1988). A maioria de espécies de Camptosomata é termófila, o que é mostrado por sua abundância numérica nos trópicos (Erber 1988). *C. minax* segue os passos deste *taxa*, seu ciclo ocorre nos meses mais quentes do ano na vegetação de cerrado (figuras 2 e 3). Este padrão também ocorre em outros besouros Chrysomelidae em diferentes áreas do Brasil (Medeiros e Vasconcellos-Neto 1994, Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto 2003).

As fêmeas são maiores (5 ± 0.5 mm; $X \pm 1$ SD; $N = 7$) do que os machos (4 ± 0.3 mm; $X \pm 1$ SD; $N = 8$), como também ocorre em outros crisomelídeos, como os Cassidinae (Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto 2003). Para se alimentar na casca de sua planta-alimento, os Chlamisinae, assim como algumas espécies como aquelas do gênero *Exema*, mordiscam a epiderme de folhas verdes, brotos e flores (Karren 1964). Adultos de *C. minax* alimentam-se de folhas jovens e do caule de pedúnculos florais, exclusivamente de *H. pteropetala*. A cópula foi observada no final de outubro, durante o dia, ao mesmo tempo em que as plantas produzem as primeiras inflorescências – e a cópula ocorreu justamente e somente na base da haste das inflorescências jovens ($N = 5$). Em Camptosomata, ela pode durar horas e até dias, e uma única fêmea pode, provavelmente, acasalar-se com muitos machos um após o outro. (Erber 1988). Pelas observações feitas no campo, a cópula de *C. minax* pode durar mais de três horas, mas somente com um único macho.

Similar a outros Chlamisinae (Erber 1988), a oviposição começa logo após a cópula, e cada ovo é depositado envolvido em um manto – esse é circular e de coloração castanha, críptico ao substrato. Os ovos são depositados um a um, isolados, geralmente em ramos próximos às inflorescências (figura 1).

Não foi possível o acompanhamento desta fêmea após a cópula, por isso não é seguro afirmar se ela recomeça uma nova cópula com outro macho após a primeira. Durante a copulação, o macho se sobrepõe à fêmea

formando um ângulo com cerca de 80°, apoiando o primeiro e segundo pares de pernas sobre o dorso da fêmea. O primeiro par de pernas prende-se no tórax; o segundo prende-se ao élitro. Seus tarsos ajudam a firmar-se. O terceiro par de pernas toca o substrato.

Os primeiros ovos foram achados nos primeiros dias de novembro, o que sugere um padrão para os crisomelídeos brasileiros. Medeiros e Vasconcellos-Neto (1994) registraram uma condição similar para quatro espécies distintas de Chrysomelinae em uma floresta do sudeste brasileiro. Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto (2003) acharam as primeiras oviposições de *Omaspides tricolorata* Boheman (Cassidinae) no final de outubro ou começo de novembro.

A larva comeu botões florais e algumas flores da planta hospedeira. Os pequenos ramos da inflorescência serviam como ponte de uma flor para outra. As larvas predaram 187 ± 26 botões florais ($X \pm 1SD$, $N = 10$ inflorescências) e, em média, cada larva ($N = 5$ larva/inflorescência) se alimentou de 12 ± 2 botões por semana. No final da estação reprodutiva, 1/3 dos botões e flores de cada inflorescência havia sido destruído.

A planta hospedeira possui um par de nectários extraflorais na base de suas folhas, incluindo as pequenas folhas das inflorescências. Estes nectários são ativos e atraem formigas para as diversas regiões de *H. pteropetala* somente durante a fase jovem de cada folha (figura 2) – isto significa que folhas jovens, portanto com nectários extraflorais jovens, produzem uma maior quantidade de néctar, estando localizadas próximas às inflorescências e regiões apicais da planta, o que resulta em uma maior atração de formigas. As formigas, comumente, atacam herbívoros nas folhas e inflorescências da planta. Quando encontrados por uma formiga, os adultos de *C. minax* voam para outro ramo da planta ou, simplesmente, deixam-se tombar para baixo, apresentando um comportamento de tanatose. O mesmo foi observado nos adultos de *Clytra quadripunctata* (L.) e em outros besouros mirmecófilos (Jolivet 1952, Erber 1988). Este comportamento, também chamado de imobilização reflexa, foi observado em Fulcidacinae (Camptosomata) quando tocados – eles retraem completamente as pernas e deixam-se cair como mortos durante algum tempo (Costa Lima 1955).

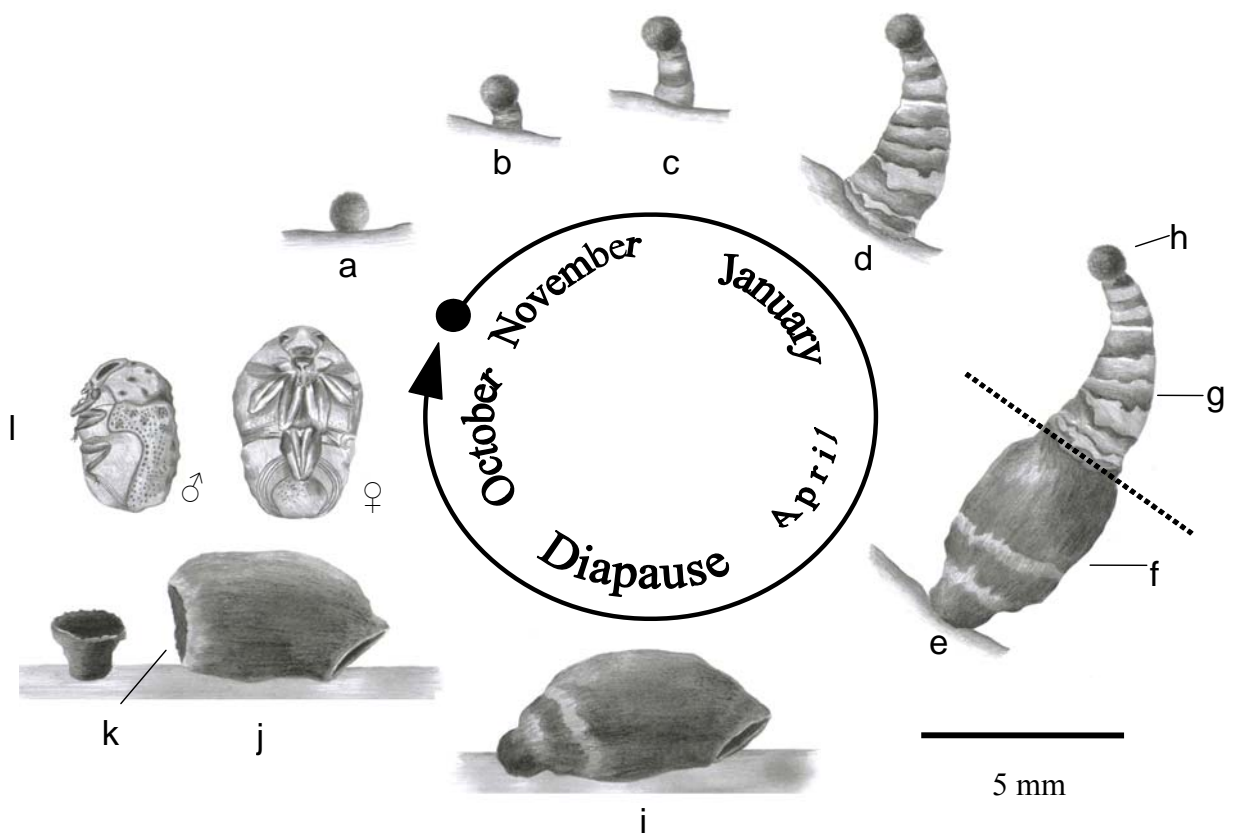


Figura 2. Desenho esquemático do ciclo de *Chlamisus minax* mostrando a duração dos estágios seguintes: ovo (a); larva do primeiro para o segundo estágio (b); larva do estágio três para quatro (c); quinto estágio larval (d); sexto estágio larval ou estágio pré-pupal (e – abertura da carapaça, f – a pupa ou base da carapaça, g – a carapaça superior, h – o manto que cobre o ovo); a pupa (i), mostrando a abertura da pupa (j) e a região posterior que se rompe para a saída da larva, nota-se que a larva sofre metamorfose na mesma posição que permanece quando em ecdise (k); adultos (l).

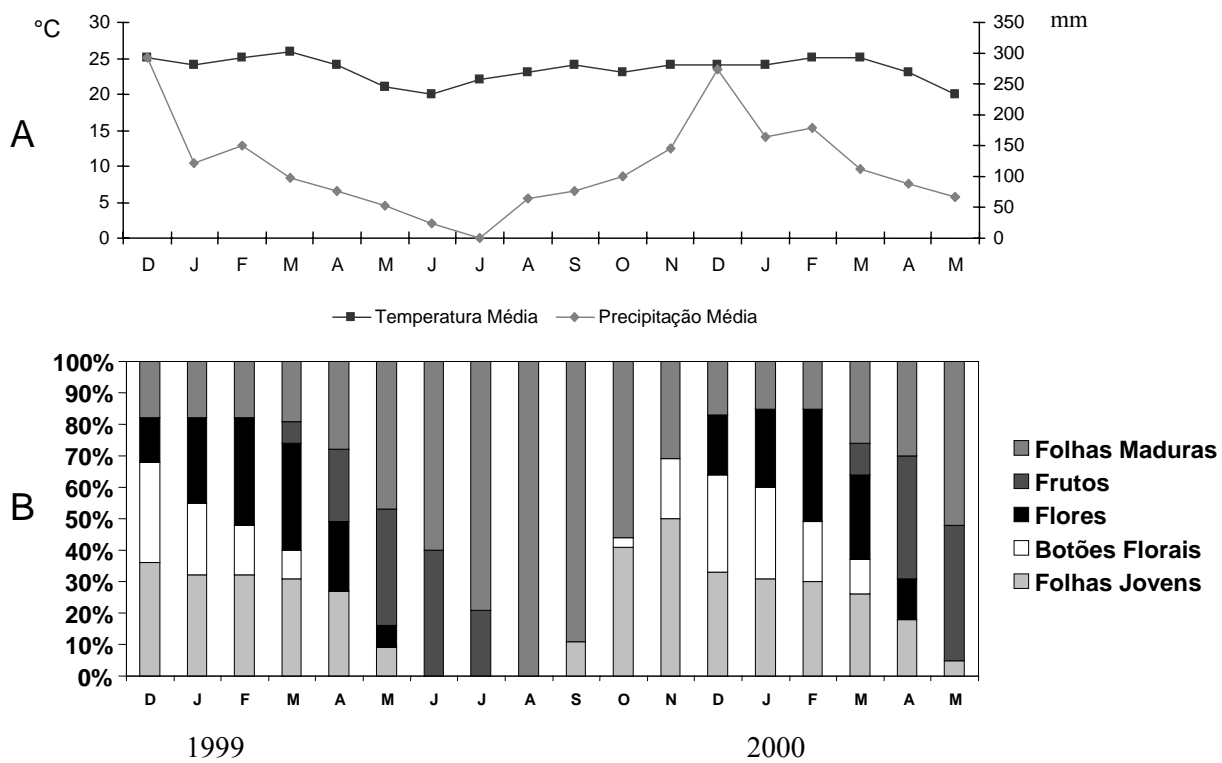


Figura 3. Condições meteorológicas (A) e dados fenológicos de *Heteropterys pteropetala* (Malpighiaceae) no cerrado do Clube de Caça Pesca Itororó de Uberlândia durante Dezembro de 1998 e Maio de 2000.



Figura 4. Larva no morfo-estágio 3 (A) locomovendo-se sob um botão floral. A mesma larva (B) em comportamento de defesa diante perigo, presa a um botão floral.

Em contrapartida, as larvas apresentam uma resposta diferente. Quando em perigo, elas retraem-se dentro da carapaça e, com a cabeça fortemente esclerotizada, formam um escudo seguro. Dependendo de como a larva se retrai no interior da carapaça, ela prende-se fortemente, pelas garras, nos botões florais, tornando qualquer ataque das formigas sem sucesso (Figura 4).

A larva chega ao sexto estágio em fevereiro e, no final deste mês, a planta, com poucos botões e flores, começa sua frutificação. As larvas entram em estágio de pupa em março, e os demais indivíduos no começo de abril (figura 2). Durante o processo pupativo, a parte posterior da carapaça é quebrada, restando, somente, a larga base (figura 2). Larvas de besouros fitófagos, provavelmente, permanecerão sobre a planta na fase de pupa (Massuti 1960) ou eles se movem para a região mais próxima do solo, onde ficarão mais protegidos de predadores e fatores abióticos (Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto 2003). Entretanto, em *C. minax*, as pupas caem da planta hospedeira até o chão e permanecem nele até o começo da próxima estação reprodutiva em outubro.

As observações de 2003 e 2004 corroboram todas as evidências e registros dos anos anteriores, não tendo sido notada variação temporal significativa no desenvolvimento dessa espécie.

Pelo que é conhecido, este é o primeiro estudo que investiga, diretamente no campo, a biologia e a história natural de uma espécie Chlamisinae brasileira. Há outras espécies de Chlamisinae no cerrado brasileiro, tendo como plantas hospedeiras Sterculiaceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, mas, principalmente, Malpighiaceae arbustivas (Jolivet 1978). Eles são, relativamente, fáceis de serem reconhecidos no campo e, embora algumas espécies possam ser novas, com sistemática, por vezes, confusa, espécies como *C. minax*, devido a seu comportamento peculiar e interações interessantes, encorajam amantes de história natural a estudar estes animais e seus segredos dentro de uma carapaça.

4. Conclusões

Chlamisus minax é uma espécie com ciclo anual. Tanto os adultos quanto as larvas foram encontrados somente em *Heteropterys pteropetala*.

Os adultos foram vistos alimentando-se de tecido vegetal em ramos jovens com inflorescências, local onde colocaram os ovos. Portanto, as larvas se desenvolveram nas inflorescências, se alimentaram exclusivamente de botões florais e órgãos reprodutivos, destruindo 1/3 dos botões e flores no final da estação reprodutiva da planta, sendo que, no final desta entra em diapausa.

Parece não haver variação temporal significativa no desenvolvimento dessa espécie de crisomelídeo. A carapaça excremental sugere ser sua principal defesa contra predadores, formigas e outros artrópodes. Um estudo específico para essa questão poderia ser significativo para a compreensão da evolução do comportamento, comum no grupo.

5. Referências Bibliográficas

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Appolinario, V. e I. Schiavini. 2002. Levantamento fitossociológico de espécies arbóreas de cerrado (*stricto sensu*) em Uberlândia - Minas Gerais. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 10: 57-75.
- Araújo, G.M., J.J. Nunes, A.G. Rosa e E.J. Resende. 1997. Estrutura comunitária de vinte áreas de cerrados residuais no município de Uberlândia, MG. *Daphne* 7: 7-14.
- Bokermann, W. C. A. 1964. Novos Chlamisinae neotropicais (Chrysomelidae: Chlamisinae), *Revta. Bras. Ent.* 11: 63-83.
- Costa Lima, A. M. da, 1955. Insetos do Brasil. Coleoptera. Rio de Janeiro. Brasil. Tipografia da Imprensa Nacional. Tomo 9:143-239.
- Del-Claro, K. 2004. Comportamento animal – uma introdução à ecologia comportamental. Livraria e Editora Conceito, Jundiaí, 132p.
- Del-Claro, K. e P. S. Oliveira. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: Temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124: 156-165.
- Erber, D. 1969. Beitrag zur Entwicklungsbiologie mitteleuropäischer Clytrinen und Cryptocephalinen (Coleoptera, Chrysomelidae). *Zool. Jb. Syst.* 96: 453-477.
- Erber, D. 1988. Biology of Camptosomata Clytrinae-Cryptocephalinae-Chlamisinae-Lamprosomatinae, p. 513-552. In P. Jolivet, E. Petitpierre and T.H. Hsiao (eds.), *Biology of Chrysomelidae*. Ser-Entomol. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 878p.
- Frieiro-Costa, F.A., J. Vasconcelos-Neto. 2003. Biological and ecological studies on the tortoise beetle *Omaspides tricolorata* Boheman 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), p. 213-225. In David G. Furth. (eds.), *Special topics in leaf beetle biology*. 5th Int. Symp. on the Chrysomelidae.
- Gullan, P.J., P.S. Cranston. 1994. (eds) *The Insects: An Outline of Entomology*. Chapman and Hall, London, 486p.
- Jolivet, P.H. 1952. Quelques données sur la myrmécophilie des Clytrides (Col. Chrysomelidae). *Bull. Inst. nat. Belg.*, 28 (8): 1-12.

- Jolivet, P.H. 1978. Trophic selection of Clytrinae, Cryptocephalinae and Chlamisinae (Camptosoma) and Lamprosomatinae (Cyclica) (Coleoptera, Chrysomelidae). *Acta-Zool-Pathol-Antverp*, 70: 167-200.
- Jolivet, P.H. 1988. Food habitats and food selection of Chrysomelidae. Bionomic and Evolutionary perspectives p.1-20. In P Jolivet, E. Petitpierre and T. H. Hsiao (eds.), *Biology of Chrysomelidae*. Ser-Entomol. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 537p.
- Jolivet, P.H., J.A. Santiago-Blay , M. Schmitt. 2004. (eds.) *New developments in the biology of Chrysomelidae*. SBP Academic Publishing, Netherland, 804p.
- Karren, J.B. 1964. Protective coloration and form of North American genus *Exema*. *Proc. North Central Branch. Entomol. Soc. Am.* 19:77-79.
- Massuti, L. 1960. Ecología etológica del *Cryptocephalus pini* L.(Chrysomelidae). *Boll. Zool. Agr. Bachic.* 3: 143-178.
- Medeiros, L., J. Vasconcellos-Neto. 1994. Host plants and seasonal abundance patterns abundance patterns of some Brazilian Chrysomelidae, p. 185-189. In P.H. Jolivet, M. L. Cox and E. Petitpierre (eds.), *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 534p.
- Oliveira, P. S., D. Marquis. 2002. (eds.) *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, 398p.
- Reid, C.A.M. 1991. The Australian species of Chlamisini (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of the Australian Entomological Society. Indoorpilly: The Society.* 30: 315-323.
- Wolda, H. 1980. Seasonality of tropical insects. I Leafhoppers (Homoptera) in las Cumbres – Panama. *J. Anim. Ecol.* 49: 277-290.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: Why? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 1-18.
- Wood, G. W. 1966. Life history and control of a casebearer, *Chlamisus cibripennis* (Coleoptera: Chrysomelidae), on blueberry. *J. of Econ. Entomol.* 59: 823-825.