OECOLOGIA BRASILIENSIS
Ribeiro, S. P. & Fernandes, G. W. 2000. Interações entre insetos e plantas no cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. pp. 299-320. In Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

INTERAÇÕES ENTRE INSETOS E PLANTAS NO CERRADO: TEORIA E HIPÓTESES DE TRABALHO.

SÉRVIO P. RIBEIRO & G. WILSON FERNANDES

Resumo

Este capítulo introduz alguns conceitos gerais sobre herbivoria e defesas de plantas, comenta sobre sua complexidade e avanço enquanto ciência. Ecologia de interações entre insetos e plantas é a área que mais cresceu na ecologia, em termos de números de publicações, nos últimos 20 anos. Entretanto, a complexidade e multipicidade de sistemas inseto-planta hospedeira, e de condições ambientais associadas à estes, dificulta excessivamente a elaboração de teorias gerais sobre os padrões e processos observados na natureza. Os modelos teóricos e hipóteses mais importantes, desde Feeny, e Rhoades & Cates, e a teoria de aparência de plantas, de 1976, são revistos e comentados neste capítulo. Em seguida, aspectos teóricos são contrapostos com resultados experimentais de projetos de pesquisa no Brasil, em particular sobre plantas do cerrado. Padrões de distribuição de espécies e possíveis mecanismos ecológico-evolutivos envolvidos nos mesmos são discutidos, particularmente relacionados com diversidade genética de populações de plantas, resistência e defesas contra herbivoria. Projetos de longa duração são apontados como a solução para as limitações experimentais com o qual os ecólogos têm se deparado até o momento, na tentativa de compreender padrões e mecanismos de evolução e co-existência de insetos e plantas.

Abstract

In this chapter we explored ecological concepts related to herbivory and plant defences, and their complexity and scientific progress. The number of publications in insect-plant interactions is the highest in ecology from the last 20 years. Nevertheless, the diversity and complexity of insect-host plant systems, as well as its responses to the physical environment, impose serious difficulties in constructing a comprehensive theory that could explain the patterns and processes observed from nature. The most important theoretical models and hypotheses, from Feeny, Rhoades & Cates's theory of plant apparency (1976) were reviewed and commented. In addition, we investigated the theory in front of examples from experimental researches made in Brazil, namely in the Brazilian cerrado vegetation. Species distribution patterns and likely ecological and evolutionary mechanisms are discussed, focusing on plant population genetic diversity, resistance and defence against insect herbivory. Long term projects are called to generate a kind of data that could be used to overcome the limitations of our knowledge in the subject.

Introdução

As dificuldades de se alimentar de tecidos vegetais representam enormes barreiras à sobrevivência de herbívoros (e.g., Price, 1984). Embora, aparentemente, as plantas sejam fontes de alimento inofensivas e imóveis, a evolução da herbivoria por insetos encontrou diversos problemas, como a localização da planta adequada, a manutenção de populações viáveis distribuídas entre diferentes plantas hospedeiras, a resistência à condições de dissecação e, principalmente, barreiras físicas e nutricionais oferecidas pelos tecidos vegetais (Strong *et al.*, 1984, para uma revisão mais ampla sobre insetos em plantas). Plantas são menos nutritivas do que alimentos de origem animal, devido a alta concentração de fibras e outros compostos a base de carbono, comparativamente ao teor de proteínas e aminoácidos. Paralelamente, o metabolismo de diversas espécies de plantas evoluiu de forma a utilizar estes compostos carbônicos como defesas contra herbivoria, tornando os tecidos vegetais quimicamente impalatáveis ou adstringentes (Feeny, 1976; Bernays *et al.*, 1989). Espécies vegetais, geralmente herbáceas e pioneiras, que crescem em solos ricos em nutrientes produzem compostos químicos tóxicos contra parasitas e herbívoros (Feeny, 1976).

A hipótese de que a evolução de compostos químicos tóxicos e inibidores de apetite ocorreu a partir da pressão seletiva exercida por herbívoros vem sendo estudada intensivamente nas últimas três décadas. A complexidade química observada nas mais diversas plantas tem sido há muito relacionada com processos interativos com insetos e microorganismos. Observações empíricas da ação de muitos destes compostos como toxinas e inibidores alimentares indicam que a história evolutiva das plantas modernas deve ser entremeada pela pressão negativa do parasitismo (Zucker, 1983). Por outro lado, a gama de estratégias adaptativas dos insetos herbívoros (e.g., guildas alimentares bem definidas e espécies altamente especializadas) evidenciam que as barreiras para a sobrevivência dos herbívoros ultrapassam as restrições nutricionais associadas à fitofagia.

Ao final da década de 60, em função de uma melhor compreensão dos mecanismos de respostas químicas das plantas contra seus parasitas, surgiram generalizações teóricas sobre os processos interativos entre insetos e plantas. Estes novos estudos enfocaram os contrastes ambientais que efetivamente influenciavam as diferentes respostas das plantas hospedeiras, bem como diferentes níveis de pressão dos insetos sobre as plantas (e.g., Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976; Marquis, 1984; 1992). Diversos gradientes de estresses abióticos para plantas foram propostos como ideais para gerar padrões contrastantes. Assim, inúmeras generalizações e hipóteses surgiram sobre as diferenciações fisiológicas e estruturais de plantas causadas por variações na disponibilidade de recursos entre habitats.

Neste capítulo apresentamos uma pequena revisão sobre a evolução destes modelos. Em seguida, discutimos resultados de diversos trabalhos desenvolvidos no cerrado brasileiro que podem contribuir, empírica e experimentalmente, para o conhecimento de processos e mecanismos envolvidos na evolução da interação entre insetos e plantas.

Os primeiros modelos: defesa ótima e aparência de planta

As primeiras sínteses teóricas que abordaram aspectos das interações químicas entre insetos e plantas sob o prisma da ecologia de comunidades surgiram com McKey (1974), Feeny (1976) e Rhoades & Cates (1976). Independentemente, estes autores desenvolveram modelos baseados na contraposição entre previsibilidade de se encontrar a planta hospedeira (no tempo e no espaço) e o custo energético envolvido na produção de compostos químicos de defesa. Estes modelos partem do pressuposto de que há uma pressão seletiva exercida pelos herbívoros, particularmente pelos especialistas, sobre suas plantas hospedeiras. Para se especializar em uma determinada planta hospedeira, uma espécie de inseto precisa superar, fisiológica ou comportamentalmente, barreiras tóxicas produzidas por aquela espécie.

A necessidade de investimento em estruturas ou compostos de defesa diminui com o aumento da imprevisibilidade da distribuição da planta hospedeira na natureza. Assim, a manutenção de populações imprevisíveis no tempo e espaço ("plantas não aparentes", *sensu* Feeny, 1976) a partir de bancos de sementes, crescimento e reprodução rápida, dificultaria a sobrevivência de herbívoros especialistas, diminuindo assim a pressão seletiva dos mesmos. Tal processo explicaria porquê plantas anuais apresentam compostos tóxicos, normalmente nitrogenados e de alto "turnover", que seriam suficientemente efetivos contra o ataque de herbívoros generalistas (Fig. 1). Por outro lado, certas estratégias de vida (plantas perenes, populações densas e contínuas, monodominantes, otimização reprodutiva com base na longevidade) estariam associadas com um aumento da previsibilidade da espécie no tempo e no espaço, favorecendo desta maneira a evolução de herbívoros especialistas (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976). As densidades elevadas de taninos e outros polifenóis em *Quercus robur* (Fagaceae), bem como em outras espécies de plantas com o perfil ecológico acima descrito, foram interpretadas como investimento em barreiras fisiológicas contra o acesso de insetos aos nutrientes das plantas (Feeny & Bostock, 1968; Feeny, 1976). Em outras palavras, os limites físico-mecânicos impostos pelas altas concentrações de compostos não digeríveis (polifenóis e outros polímeros a base de carbono, como lignina) e também de compostos capazes de provocar a precipitação de proteínas (especificamente taninos), conferem um tipo de defesa com menores chances de ser superada pelas adaptações

dos herbívoros do que a das toxinas (Fig. 1). Assim, plantas "aparentes" investiriam em compostos químicos caros e de efeito dose-dependentes (deterrentes) como os taninos. Por outro lado, plantas "não aparentes" manteriam um investimento baixo em defesas, baseado em substâncias de efeito tóxico ou farmacológico, como os alcalóides.

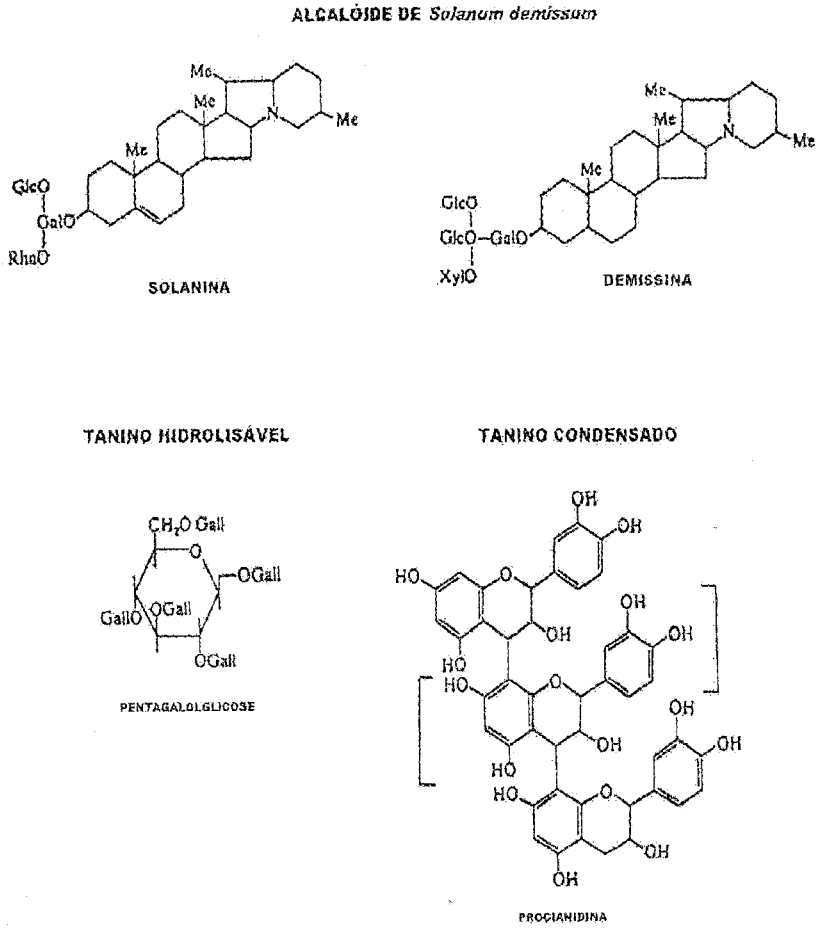

Fig. 1: Configurações químicas de alcalóides e taninos

O contraste que permitiu tal elaboração teórica foi o de plantas pioneiras herbáceas versus árvores perenes e abundantes. Feeny (1976) desenvolveu suas formulações contrapondo os padrões químicos encontrados em seus dois principais projetos científicos: o efeito de taninos condensados de *Quercus ro-*

bur sobre a mariposa especialista *Operophtera brumata*, no Reino Unido, e o efeito de compostos glicosídeos sobre herbívoros em espécies de Cruciferae em lavouras abandonadas nos EUA. Ambos grupos de compostos são prováveis mediadores químicos em processos interativos entre planta hospedeira e organismos parasitas (Zucker, 1983; Chew, 1988).

A despeito de terem causado uma revolução no estudo da ecologia química, gerando um volume surpreendente de estudos, estes modelos negligenciaram aspectos de custo-benefício na produção dos compostos químicos. Embora os dados apresentados fossem bastante consistentes para fazer deste grupo de hipóteses um dos mais duradouros, a possibilidade de generalizar estas explicações para outros sistemas inseto-planta era muito restrita. Todavia, estes modelos foram consagrados tendo em vista sua utilização ampla em livros textos em todo o mundo.

Um dos maiores impactos contrários a estas idéias foi o trabalho pioneiro de Coley (1983) em florestas tropicais da América Central, que mostrou divergências nos padrões de investimento em polifenóis entre árvores pioneiras e persistentes com os resultados descritos para plantas aparentes e não aparentes. Nenhuma relação de previsibilidade no tempo e espaço parece estar associada com estes resultados, e a melhor explicação estaria no custo efetivo do tecido vegetal a ser protegido (Coley, 1983; 1987, mas veja abaixo).

Em um intervalo de quase dez anos foram duas as principais ramificações teóricas surgidas a partir destas "hipóteses de defesa ótima" (Rhoades, 1979): a contestação, principalmente por fitoquímicos, da existência de uma evolução de funções de defesas químicas destes compostos (Seigler, 1977; Haslam, 1988; Gottlieb, 1990); e hipóteses alternativas e mais abrangentes, sobre a evolução das respostas de plantas à herbivoria, desenvolvidas principalmente por Bryant *et al.* (1983), Tuomi *et al.* (1984) e Coley *et al.* (1985). As duas escolas baseiam-se na análise de custo-benefício da produção destes compostos químicos secundários (assim definidos por estarem ligados a proteção das plantas contra agentes externos, e não ao metabolismo básico), e na contraposição das rotas bioquímicas da produção destes compostos com as rotas metabólicas primárias. Apesar de se basearem nos mesmos argumentos, a complexidade e contradição dos dados empíricos permitiram que estas correntes de pensamento caminhassem para conclusões opostas (veja Herms & Mattson, 1992), discutidas em detalhes nas próximas duas seções.

A visão fitoquímica - funções fisiológicas para compostos secundários (ou, os insetos sofrem mas as plantas não)

Haslam (1988) demonstrou que taninos hidrolisáveis em *Quercur robur* respondiam de forma quase que inversa àquela descrita por Feeny & Bostock

(1968) para taninos condensados. Similarmente, ele demonstrou que do ponto de vista energético era possível obter compostos mais eficientes que os taninos na precipitação de proteínas em estágios iniciais da rota metabólica de produção dos mesmos. Tal informação, além de evidenciar a complexidade fisiológica e a incerteza quanto a origem evolutiva destes compostos, abalou a noção existente sobre o papel de defesa dos compostos fenólicos. Estudos sobre a evolução de sínteses de compostos fitoquímicos, moldados por curso inevitável na direção redução-oxidação, fortaleceu a visão de que os chamados compostos secundários poderiam ter funções puramente fisiológicas (Gottlieb, 1990).

Mesmo que a visão fitoquímica esteja correta, a dificuldade de se alimentar de plantas é um fato incontestável. Mesmo que não tenha evoluído como formas de defesa, grandes quantidades de compostos carbônicos em forma de fibras, ligninas (ambos tendo claras funções estruturais) ou taninos se tornaram barreiras digestivas, sempre em associação com a carência nutricional de plantas (e.g., plantas esclerófilas) (Loveless, 1962; Medina *et al.*, 1990). O efeito negativo dos taninos sobre os insetos é bem conhecido (Bernays *et al.*, 1989; Bernays, 1998). Entretanto, a evolução do acúmulo de carbono como polímeros fenólicos sob intensa luminosidade e baixo teor de nutrientes é difícil de ser compreendida, e não se sabe ainda se os seus efeitos sobre herbivoria são mera conseqüência ou a razão evolutiva das moléculas. Não menos confusa é a história evolutiva de compostos nitrogenados menores e menos estáveis, como glicosídeos e alcalóides, e sua dinâmica de formação, quebra, e realocação (Seigler, 1977; Baldwin *et al.*, 1994)

Crescer ou defender: o dilema de Herms e Mattson

Do ponto de vista das plantas, a produção de determinados compostos secundários está associada aos processos de diferenciação celular, o que implica por sua vez na redução das taxas de crescimento em função do investimento em manutenção da estrutura existente. Em ambientes onde a competição é intensa é mais importante a manutenção da planta já estabelecida durante vários ciclos reprodutivos. Por outro lado, em ambientes menos competitivos o investimento em reprodução e rápida colonização seria mais vantajoso, mesmo que em detrimento da planta-mãe, já que a probabilidade de sucesso das plântulas seria alto (Herms & Mattson, 1992). Considerando que compostos secundários atuam como estruturas de defesa, seria mais ou menos vantajoso produzir defesas (ao invés de crescer e reproduzir) em função do quão importante seria a pressão de herbivoria ou parasitismo sobre a capacidade competitiva da planta-mãe (Herms & Mattson, 1992). Abaixo são discutidas algumas hipóteses-chave, que consideram que as vantagens adaptativas em crescer ou defender variam em função da disponibilidade de recursos e do custo de competição para o estabelecimento

das gerações futuras. Podemos diferenciar estas hipóteses com base na importância que dão ao papel da herbivoria/parasitismo no sucesso reprodutivo da planta hospedeira.

Hipótese do balanço carbono/nitrogênio - BCN

Prediz que o investimento em compostos secundários a base de carbono, como por exemplo polifenóis, é uma alternativa metabólica viável quando a disponibilidade de nutrientes é menor do que a capacidade fotossintética (Bryant *et al.*, 1983). Em solos pobres, mas sob uma alta taxa fotossintética, uma alternativa fisiológica seria o desvio da rota de produção de aminoácidos para a produção de compostos fenólicos, a partir da fenilalanina. A carência de fósforo e nitrogênio limitam a produção de proteínas, aumentando, portanto, a disponibilidade do precursor fenilalanina e a atividade de fenilalanina-amônia-liase, que então são realocados para a produção de fenóis (Gershenzon, 1984). Devido a um baixo suprimento de NADPH, os compostos fenólicos são armazenados como polifenóis (Harborne, 1980). Desta forma, o acúmulo de polifenóis por si só não pode ser associado a um papel de defesa de plantas, embora a estrutura final da molécula possa sofrer pressões seletivas e alcançar funções secundárias em um próximo momento evolutivo (Gershenzon, 1984; Haslam, 1988; Bernays *et al.*, 1989). De qualquer forma, mesmo compostos como taninos e ligninas devem ter funções metabólicas básicas, particularmente no caso de plantas esclerófilas, que apresentam altas taxas de C/N, e grandes acúmulos de compostos polifenólicos (Harborne, 1980; Haslam, 1988; Perevolotsky, 1994; Turner, 1994).

A hipótese do balanço C/N não prevê pressão seletiva de herbivoria ou de outros fatores externos sobre a produção de compostos secundários, além da carência nutricional. Neste caso, a impossibilidade de crescimento efetivo da planta criaria condições fisiológicas e estruturais desfavoráveis a herbivoria, mas não o contrário.

Hipótese da disponibilidade de recursos - HDR.

Esta hipótese foi desenvolvida como uma alternativa aos modelos anteriores, considerando também aspectos de crescimento de planta em função da disponibilidade de recurso, mas contraposto ao custo de defesa do tecido vegetal, numa escala inversa ao custo de crescimento (Coley *et al.*, 1985). Em outras palavras, o crescimento rápido de plantas aconteceria associado à produção de tecidos simples e a baixo custo (= sem investimento em compostos ou estruturas protetoras) devido a alta disponibilidade de luz e nutrientes. Portanto, a perda

energética devido a danos como os causados pela herbivoria seriam negligenciáveis. Em contrapartida, o crescimento lento imposto pela carência de nutrientes ou outros recursos (i.e., luz) implicaria em um aumento da importância relativa do tecido produzido. Neste caso, a perda pela herbivoria poderia ser relevante para a sobrevivência e reprodução da planta, requerendo maiores investimentos em defesas.

A limitação básica desta hipótese é ser baseada em premissas evolutivas. Assim, o efeito real da perda pela herbivoria não pode ser inferido dos padrões observados em campo, pois as plantas já seriam mais ou menos protegidas contra estes danos (plantas mais atacadas no campo seriam - pressupostamente - mais tolerantes, e plantas menos atacadas mais resistentes a herbivoria) (Herms & Mattson, 1992). Uma das melhores demonstrações experimentais desta hipótese ainda é o estudo de Coley (1983) em florestas pluviais no Panamá, que é na verdade o estudo que norteou a sua formulação. Coley estudou dano, características foliares (teor nutritivo, dureza, pubescência, água e concentração de fenóis) e crescimento de 46 espécies de dossel, sendo 22 pioneiras e 24 persistentes, em um mesmo micro-habitat: clareiras de floresta. Embora sob as mesmas condições, as espécies tipicamente persistentes cresciam mais lentamente, e tinham folhas mais duradouras. As características desvantajosas para herbívoros foram correlacionadas positivamente com a longevidade foliar, em especial dureza, conteúdo de fibras e baixos teores nutricionais (Coley, 1983). A concentração de compostos fenólicos não influenciou as taxas de herbivoria, e a suposta atividade de defesa destes compostos foi em parte atribuída à correlação entre dureza e teores de fibras (Coley, 1983; 1987), o que também foi a explicação alternativa que Haslam (1988) encontrou para os dados de Feeny (1970) e Feeny & Bostock (1968) (Feeny também discute que a dureza atua como parte do efeito inibidor de herbivoria provocado pelos taninos). Espécies pioneiras cresciam mais rapidamente quanto tinham uma maior perda de material foliar por herbivoria do que as plantas persistentes, de folhas longevas (Coley, 1983).

Ao contrário da BCN, a HDR considera a pressão seletiva da herbivoria sobre a produção de compostos secundários. Entretanto, ela difere dos modelos iniciais de defesa ótima (Rhoades, 1979) e de aparência (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976) por não considerar a ação dos herbívoros na seleção de aspectos quantitativos, mas apenas no resultado estrutural destas moléculas. Em outras palavras, o crescimento limita a produção de defesas químicas, mas não o contrário. Só quando não há recursos para um crescimento rápido e com reprodução eficiente é que a planta investe em sua manutenção, ou seja, na conversão de carbono em moléculas com funções de defesa. Da mesma forma, fatores externos como a radiação ultravioleta e o estresse hídrico poderiam selecionar estruturas químicas que atuassem na manutenção e na proteção da planta, embora a alocação de recursos para estas funções possa ser iniciada apenas pela impossi-

bilidade de crescer e reproduzir rapidamente (o que, de novo, representa a opção de maior benefício sob o menor custo).

Embora a HDR tenha revolucionado a visão ecológica e fitoquímica sobre os chamados compostos secundários, estudos recentes sobre a dinâmica de defesas induzidas mostraram que certos compostos químicos podem ser produzidos *de novo* (a partir de moléculas recém introduzidas no sistemas) diante de dano foliar, contradizendo assim algumas das pressupostos deste modelo (Baldwin *et al.*, 1994). A HDR explica que a manutenção de altas taxas de compostos tóxicos, como alcalóides e glicosídeos, ocorre em função de um alto "turnover" dos mesmos. São compostos pequenos, de vida curta e a contínua quebra destes químicos geraria então os recursos moleculares necessários para sua recriação, sob um custo extremamente baixo. Entretanto, Baldwin *et al.* (1994) demonstrou que *Nicotiana sylvestris* (Solanaceae) aloca moléculas de nitrato recém incorporadas na produção de nicotina (um alcalóide) em resposta a um certo nível de dano foliar. Baldwin e colaboradores simularam experimentalmente níveis de dano foliar e mediram as taxas de "turnover" de nicotina e de sua produção *de novo*, a partir de nitrato marcado com 15N. Os resultados são consistentes com as teorias de defesa ótima e não com HDR (Baldwin *et al.*, 1993; 1994). Como o dano induziu aproximadamente o dobro de alocação de nitrogênio recém assimilado para a produção de nicotina, ficou demonstrado que, para este caso, não há uma priorização do crescimento, em detrimento de defesa, ante uma alta disponibilidade de recursos. Entretanto, o que ainda não se sabe é qual o verdadeiro custo de investimento em produção de nicotina, embora outros estudos têm enfocado este aspecto. Defesas induzidas são sistemas de alarme (mudança de características morfológicas ou fisiológicas em respostas a estresse afim de proteger um determinado tecido contra uma nova exposição a este dado estresse - Chessin & Zipf, 1990) e podem não reproduzir as condições normalmente experimentadas ao longo de toda a vida da planta.

Hipótese do dilema entre crescimento ou defesa

Herms & Mattson (1992) publicaram uma revisão abrangente sobre os mecanismos fisiológicos ligados à produção de compostos secundários em plantas, avaliaram as evidências empíricas da pressão de herbivoria sobre plantas em diferentes circunstâncias, e também analisaram os modelos pre-existentes. A partir de formulações similares às dos modelos que avaliam "trade-offs" entre crescimento de plantas e investimento em defesa, Herms & Mattson propuseram uma hipótese mecanicista baseada no balanço evolutivo: a seleção de genótipos dentro de uma população se daria em função da importância evolutiva da herbivoria versus a importância evolutiva da competição. Conseqüentemente, a alocação fotossintética em defesa seria restringida pela alocação em crescimento vegetal, já que

uma rápida ocupação do espaço físico (solo e acesso á luz) representa maiores vantagens competitivas. Tal modelo, que traz uma visão melhorada do BCN e do HDR, implica na manutenção de variabilidade genética em função da intensidade de pressão biótica, que aumenta com a área de ocupação da espécie de planta em questão.

Cerrados brasileiros: esclerofilia, guildas alimentares e resistência de planta

Um outro enfoque para análise de processos interativos entre insetos e plantas é a descrição de padrões de comunidade. Formulações teóricas a partir de comunidades requerem dois estágios: descrição dos padrões e o estudo dos mecanismos determinantes dos mesmos. Em particular, os estudos de padrões de herbivoria em ecossistemas esclerófilos podem elucidar certos aspectos do efeito de taxas de C/N sobre insetos herbívoros e vice-versa.

O cerrado brasileiro é uma vegetação esclerófila, marcadamente influenciada pela pobreza do solo e contaminação com alumínio (Goodland & Ferri, 1979; Giulietti & Pirani, 1988). As altas taxas de fotossíntese, resultantes dos níveis elevados de insolação, conduzem à altas taxas C/N (Loveless, 1962). Plantas esclerófilas podem alocar o excesso de carbono de várias maneiras. Em geral as folhas têm altos teores de fibra, são lignificadas, cerosas e pubescentes (Grubb, 1986; Turner, 1994; Allain *et al.*, 1998). A alocação de compostos polifenólicos parece ocorrer em resposta ao estresse ambiental. Por exemplo, flavonóides, que têm propriedades protetoras contra radiação UV, são encontrados ao longo da epiderme, ou em tricomas glandulares. Este padrão é descrito em especial para plantas de altitudes elevadas (Lee & Lowry, 1980a,b; Smith & Young, 1987) e é um padrão anatômico típico das plantas de campos rupestres de Minas Gerais (M.N.N. Braga, em preparação). O acúmulo de fibras e de compostos químicos em tricomas parecem ter funções adaptativas desde proteção contra dissecação, radiação UV, a proteção contra herbivoria (Johnson, 1975; Feucht & Treutter, 1990; Woodman & Fernandes, 1991; Turner, 1994).

A densidade e complexidade de tricomas em folhas do ipê amarelo de cerrado, *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae), reduzem significativamente a herbivoria sobre folhas jovens e pequenas, e causam uma distribuição agrupada de insetos sobre a planta, principalmente sugadores, podendo criar áreas sob baixa pressão de herbivoria dentro da árvore (Ribeiro *et al.*, 1994). A ontogênese foliar determina que as folhas pequenas apresentem maior densidade de tricomas do que folhas grandes, já que a epiderme é totalmente diferenciada antes da expansão foliar. A escolha de folhas maiores de *T. ochracea* por insetos mastigadores - *Oedionychus* spp. (Chrysomelidae: Coleoptera) - ou sugadores especialistas - *Tingis tecomae* (Tingidae: Heteroptera) e *Rhabdotalebra* spp. (Cicadellidae: Homoptera) - foi observada no campo e testada em laboratório. Rodelas de fo-

lhas com diferentes densidades de tricomas foram oferecidas para ninfas de *Rhabdotalebra* spp. e adultos de *T. tecomae* em pequenas gaiolas. Após uma hora eram registradas a escolha de cada inseto. A escolha por rodelas de menor densidade de tricomas corroborou o padrão observado no campo (Ribeiro *et al.*, 1994), indicando uma busca ativa pelas superfícies foliares maiores, em função da concentração de tricomas.

Embora bem estudado do ponto de vista botânico, até recentemente pouco se sabia sobre os padrões de comunidade de herbívoros no cerrado, com exceção da guilda de galhadores (Fernandes & Price, 1988; 1991; 1992; Lara & Fernandes, 1996; Carneiro *et al.*, 1998). Diniz & Morais (1995) e Price *et al.* (1995) descreveram padrões de distribuição de lepidópteros em diversas espécies arbóreas em cerrados de Brasília. Estes autores encontraram uma distribuição similar à descrita para dossel de florestas tropicais: alta diversidade, porém poucas espécies por planta e também baixíssima abundância (Basset, 1992; Basset & Samuelson, 1996).

A diversidade de herbívoros de vida livre em cerrado pode ser restrita em condições mais extremas. Por exemplo, estudando a distribuição de insetos herbívoros de vida livre sobre a folhagem, ao longo de um gradiente de cerrado à campos rupestres em Minas Gerais (com o uso de rede de varredura), Ribeiro *et al.* (1998) encontraram baixa riqueza e abundância de espécies ao longo de todo ano, tanto em habitats xéricos (cerrado, campos e campos rupestres) quanto em habitats mésicos (matas de galeria e matas mesofíticas). A pobreza generalizada do solo ao longo deste gradiente, do cerrado de Lagoa Santa, à 800 m, ao pontos elevados do Parque Nacional da Serra do Cipó, a 1500 m, deve ser associada a uma intensa esclerofilia nas plantas, com altos níveis de polifenóis e baixos teores nutricionais em folhas, mesmo nos sítios mésicos (Ribeiro *et al.*, 1998). Tais condições nutricionais extremas, além da dissecação intensa sobre as folhas, poderiam restringir severamente a sobrevivência e diversificação desta guilda de insetos herbívoros (Fernandes & Price, 1988; 1991).

Padrões de distribuição e estrutura de comunidade de insetos herbívoros têm sido obtidos a partir de comparação entre gradientes ambientais e guildas alimentares. Inferências sobre os mecanismos geradores destes padrões podem ser feitas a partir de pressupostos envolvendo aspectos de biologia de cada guilda. Por exemplo, os insetos acima denominados herbívoros de vida livre são sugadores e mastigadores que têm seu desenvolvimento sobre a planta hospedeira, sem desenvolver estratégias de internalização dentro do tecido vegetal, como acontece com minadores, galhadores e brocas.

Uma guilda de grande interesse que tem demonstrado os contrastes no cerrado é a dos galhadores. Galhas são tumores induzidos pela larva do inseto (Mani, 1964). O tecido vegetal em torno da larva se torna mais nutritivo e o tanino produzido na região galhada é acumulado no entorno desta, o que lhe con-

fere uma aparente função de proteção (o ácido gálico, um dos precursores de taninos hidrolisáveis, têm este nome por ter sido estudado inicialmente de tecidos galhados, onde pode ser encontrado em altas concentrações, Mani, 1964). Assim, tanto o aumento da qualidade nutricional do tecido quanto a realocação dos taninos para as paredes externas podem ser soluções intimamente relacionadas com herbivoria sobre plantas esclerófilas. Riqueza e abundância de espécies galhadoras ao longo dos mesmos gradientes acima descritos foram extremamente elevadas, principalmente nos sítios xéricos (Fernandes & Price, 1988; 1991). O evidente contraste destes dados com os de herbívoros de vida livre evidencia a grande vantagem adaptativa desta guilda diante de condições nutricionais e físicas adversas. Similarmente, a alta diversidade de galhas na Serra do Cipó, comparada com diversos sítios no mundo inteiro, reforçam a hipótese de que esta é uma região particularmente adversa à herbivoria (Lara & Fernandes, 1996; Price *et al.*, 1998). Fernandes & Price (1992) demonstraram que doenças causadas por fungos, parasitismo, predação e resistência da planta hospedeira, seriam mecanismos de redução de riqueza e abundância de espécies de galhas nos sítios mésicos, embora as plantas nestes sítios também possam ser esclerófilas (Ribeiro *et al.*, 1999).

O estudo de defesas induzidas pode elucidar a relação evolutiva existente entre a pressão de herbivoria e as respostas das plantas hospedeiras (Chessin & Zipf, 1990; Baldwin *et al.*, 1994). Respostas induzidas mais complexas podem ter, intrinsecamente, mecanismos de memória. Hipersensitividade é uma reação localizada e induzida comumente encontrada contra fungos e galhas de insetos (Chessin & Zipf, 1990; Fernandes, 1990). A planta realoca compostos químicos e nutrientes de forma a matar o tecido em torno do parasita e assim abortá-lo (Fernandes, 1990; 1998). Estudos de galhas de *Contarinia* sp. (Diptera: Cecidomyiidae) em *Bauhinia brevipes* (Leguminosae) evidenciaram a existência de mecanismos de memória de hipersensitividade (Cornelissen & Fernandes, 1998). Plantas susceptíveis ao ataque de galhas de *Contarinia* sp. tornaram-se resistentes a partir de um determinado nível de infestação. Plantas resistentes tendem a permanecer resistentes se infestadas e plantas não infestadas permanecem susceptíveis no ano seguinte. Estes dados foram obtidos por simples monitoramento de infestação e reação de hipersensitividade nos mesmos indivíduos, por um período de quatro anos. Estudos experimentais poderão confirmar os padrões observados até o momento.

Diversidade genética e herbivoria

Finalmente, um aspecto inerente a existência de resistência de planta é o aumento da diversidade genética dentro das populações. Como previsto em algumas teorias de evolução do sexo (Hamilton *et al.*, 1990; Hamilton, 1991), a

necessidade de escape ao reconhecimento por parasitas, ou aos malefícios destes, provoca diferenciação entre os indivíduos. A evolução de estratégias de resistência ocorre através de um maior sucesso reprodutivo de alguns genótipos que, isentos do desgaste causado por algum parasita, aumentam sua aptidão específica relativa aos demais genótipos daquela população. Basicamente, este processo equivale ao que se chama de "soft selection" (Christiansen, 1974; 1975; Wallace, 1975; Karlin & Campbell, 1981; Hamilton, 1991). A pressão seletiva causada pelo desgaste da aptidão específica pode ser inferida a partir de estudos comparativos de subtipos, ou populações de plantas sob diferentes níveis de herbivoria (Floate *et al.*, 1993; 1996).

Certos ecossistemas sucessionais ou sob distúrbios cíclicos podem apresentar baixa pressão de herbivoria ou parasitismo ao longo de um tempo evolutivo. Igualmente, estes ambientes apresentam baixa diversidade de plantas e maiores oportunidades para o estabelecimento de novos indivíduos (Pickett, 1976). Espécies bem sucedidas em tais habitats seriam então geneticamente mais homogêneas por não serem selecionadas para investirem em resistência, mas em eficiência competitiva; e portanto em genótipos que apresentam crescimento rápido e reprodução abundante (Wallace, 1975; Karlin & Campbell, 1981). Assim, estas espécies seriam mais aptas para colonização de novos habitats, de acordo com as hipótese de custo/benefício descritas anteriormente e com modelos de evolução de diversidade genética (Christiansen, 1974; 1975; Karlin & Campbell, 1981; Hamilton, 1991).

Condições similares a estas descritas acima são encontradas no Pantanal Matogrossense, onde diversos distúrbios climáticos e hidrológicos ocorrem de forma estocástica. O Pantanal Matogrossense, embora sob a influência de diversos biomas, é considerado como um sistema sucessional complexo, em grande parte em função da ocorrência crônica de distúrbios naturais ao longo de toda sua história evolutiva (Adámoli, 1986; Ab'Saber, 1988). Como conseqüência, e em concordância com o modelo acima apresentado, ocorrem no Pantanal diversas monodominâncias de espécies de árvores, normalmente ocupando grandes extensões. Algumas destas árvores, como o "paratudo", *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae), tem sua distribuição estendida até os cerrados de Minas Gerais e áreas semi-áridas do nordeste (Gentry, 1992). Entretanto, comparando-se os níveis de diversas formas de herbivoria em indivíduos de "paratudo" no Pantanal e no cerrado, foram encontrados danos significativamente menores em plantas do Pantanal (S.P. Ribeiro, em preparação). O sucesso reprodutivo destas plantas foi maior no Pantanal do que no cerrado, onde o número de sementes produzidas foi extremamente baixo (quase nulo em um dos dois anos de estudo; S.P. Ribeiro, em preparação). Estes dados corroboram a hipótese de que esta espécie seja estritamente pioneira. Quando ocorre em comunidades em estágio sucessional avançado, *T. aurea* existe

como relictos ou como subpopulações isoladas com muito baixo sucesso reprodutivo, como em manchas de habitats sob distúrbios naturais ou antrópicos, ou em ambientes semi-inundados, e mais abertos.

A melhor evidência de que esta espécie evoluiu predominante como uma espécie pioneira veio do estudo comparativo da estrutura genética de suas populações com *T. ochracea*. *Tabebuia aurea*, tanto no Pantanal quanto no cerrado, apresentou uma diversidade genética menor que *T. ochracea*, (Ribeiro & Brown, 1999). A diversificação genética encontrada em *T. ochracea* foi em parte devido à grande diferenciação entre indivíduos dentro de cada subpopulação estudada. Este padrão evidencia uma resposta evolutiva à pressões seletivas difusas, como as causadas por herbivoria, e previstas nos modelos anteriores (veja também Futuyma & May, 1992; Turner, 1992). Embora indivíduos de *T. ochracea* sejam atacados por um número maior de guildas e espécies de herbívoros que *T. aurea*, esta espécie teve um sucesso reprodutivo médio significativamente maior que a última, nos sítios de cerrado (S.P. Ribeiro, em preparação). Diversas características anatômicas e químicas sugerem que *T. ochracea* seja uma espécie bem adaptada ao cerrado e às pressões de parasitismo e herbivoria associados a este habitat (Ribeiro *et al.*, 1994).

A co-ocorrência de populações de *T. aurea* geneticamente homogêneas, com baixo sucesso reprodutivo e altas taxas de herbivoria no cerrado, em contraste com uma população extremamente bem sucedida no Pantanal, são evidências indiretas da importância da pressão de herbivoria na evolução de espécies vegetais no cerrado (Ribeiro & Brown, 1999). Espécies arbóreas do cerrado devem ser geneticamente tão diversificadas quanto são as guildas de herbívoros associadas a elas (Hamilton, 1991; Shoen & Brown, 1991; Charlesworth & Charlesworth, 1995). Embora a reprodução vegetativa seja muito freqüente, e importante para a manutenção dos genótipos estabelecidos (T.A. Gontijo, com. Pess.; S.P. Ribeiro, em preparação), não é provável que ela seja responsável pela dispersão e estabelecimento de populações arbóreas neste ecossistema. A diversificação genética através de reprodução sexuada, sob uma significativa pressão de herbivoria, parece ser um mecanismo mais plausível na evolução da estrutura de comunidades de cerrado.

Conclusões

A discussão sobre causa e origem de compostos secundários se estende às condições específicas do cerrado (veja Salatino, 1993). Como já discutido, determinar qual é a participação da herbivoria na evolução destes compostos é um trabalho difícil. Entretanto, estabelecendo-se padrões de respostas das plantas à herbivoria, e vice-versa, dá-se um primeiro passo para a compreensão do papel de componentes químicos e estruturais das plantas hospedeiras nestes processos.

A herbivoria no cerrado tem se mostrado extremamente importante sob o ponto de vista evolutivo. A intensidade dos danos causados por térmitas, embora não explorada em detalhes neste capítulo, é bem documentada (Gontijo & Domingos, 1991), bem como a diversidade de espécies de herbívoros galhadores (Fernandes & Price, 1991; Lara & Fernandes, 1996). Neste capítulo introduzimos resultados recentes que demonstram como a estrutura genética de populações de plantas do cerrado podem refletir uma longa história coevolutiva destas com seus herbívoros. Hipersensitividade e diversificação genética são fortes evidências do papel da herbivoria na evolução desta comunidade vegetal, e os padrões de distribuição de espécies de insetos herbívoros no cerrado respondem primariamente as características químicas e nutricionais das plantas hospedeiras. Entretanto, muito mais precisa ser feito para compreendermos os mecanismos envolvidos na interação química entre insetos e plantas e na evolução da esclerofilia. Mais ainda, além das observações de campo e estudos de história natural, precisa-se de estudos experimentais e de longo prazo para que a ecologia tropical retorne ao lugar de prestígio que ocupou na época dos grandes exploradores e naturalistas do passado (veja Price *et al.*, 1991). Para compreensão de processos ecológico-evolutivos estudos de longo-prazo, e em grande escala, são necessários. Por exemplo, efeito de mudança climática sobre fisiologia de plantas e respostas de herbívoros à estas mudanças só podem ser exploradas manipulativamente, e em experimentos de vários anos de duração (Masters *et al.*, 1998; Fox *et al.*, 1999). Tais estudos tem sido desenvolvidos em regiões temperadas, mas os contrastes tanto climáticos quanto ecológicos entre trópicos e zonas temperadas certamente envolvem diferentes escalas de respostas que não serão compreendidas por pura e simples extrapolação. Considerando-se que as regiões tropicais tem grande probabilidades de serem afetadas negativamente diante do aquecimento global (Pearce *et al.* 1995; Beniston *et al.*, 1995), urge a necessidade de investimento em pesquisa desta escala nos trópicos, particularmente em ecossistemas áridos ou semi-áridos e sazonais.

Referências bibliográficas

Ab'Sáber, A.N. 1988. O Pantanal Mato-grossense e a teoria dos refúgios. *Revista Brasileira de Geografia* 2:1-150.

Adámoli, J. 1986. A dinâmica das inundações no Pantanal. Pp. 51-61 in EMBRAPA - CPAP *Anais do 1° Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal*. Departamento de Difusão de Tecnologia, Brasília.

Allain, L.R.; Lara, A.C.F.; Fernandes, G.W. & Marques, E.S.A. 1998. Leaf tannin concentration and toughness in woody species of the savannas of southeastern Brazil. *Bios* 6: 7-15.

Baldwin, I. T.; Oesch, R. C.; Merhige, P. M. & Hayes, K. 1993. Damage-induced root nitrogen metabolism in *Nicotiana sylvestris*: testing C/N predictions for alkaloid production. *Journal of Chemical Ecology*. 19: 3029-3043.

Baldwin, I. T.; Karb, M. J. & Ohnmeiss, T. E. 1994. Allocation of 15N from nitrate to nicotine: production and turnover of a damage-induced mobile defense. *Ecology* 75: 1703-1713.

Basset, Y. 1992. Influence of leaf traits on the spatial distribution of arboreal arthropods within an overstorey rainforest tree. *Ecological Entomology* 17:8-16.

Basset, Y. & Samuelson, G. A. 1996. Ecological characteristics of an arboreal community of Chrysomelidae in Papua New Guinea. Pp. 243-262 in Jolivet, P. H. A.; and Cox, M. L. (eds.). *Chrysomelidae Biology* vol 2: Ecological studies. SPB Academic Publishing bv, Amsterdam. 465 pp.

Beniston, M. & Fox, D.G. 1995. Impacts of climate change on mountain regions, 192-213. *In* Watson, R.; Zinyowera, M.C.; Moss, R.H. & Dokken, D.J. (eds.). *Climate change 1995. Impacts, adaptations and mitigation of climate change*: Scientific-technical analysis. Cambridge University press, Cambridge, 572 p.

Bernays, E.; Driver, G. C. & Bilgener, M. 1989. Herbivores and plant tannins. *Advances in Ecological Research*. 19:263-302.

Bernays, E. 1998. Evolution of feeding behavior in insect herbivores. *Bioscience* 48:35-44.

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.

Carneiro, M.A.A.; Fernandes, G.W. & De Souza, O.F.F. 1998. Convergence in regional and local galling species richness. *Ecological Entomology* (submetido).

Charlesworth, D. & Charlesworth, B. 1995. Quantitative genetics in plants: the effect of breeding system on genetic variability. *Evolution* 49:911-920.

Chessin, M. & Zipf, A.E. 1990. Alarm systems in higher plants. *The Botanical Review* 56: 193-235.

Chew, F. S. 1988. Searching for defensive chemistry in the Cruciferae, or, Do glucosinolates always control interactions of Cruciferae with their potential herbivores and symbionts? No! Pp. 81-112. in Spencer, K. A. (ed.). *Chemical mediation of coevolution.* Academic Press, New York.

Christiansen, F.B. 1974. Sufficient conditions for a protected polymorphism in a subdivided population. *The American Naturalist* 108:157-166.

Christiansen, F.B. 1975. Hard and soft selection in a subdivided population. *The American Naturalist* 109:11-16.

Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*. 53: 209-233.

Coley, P.D. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: porque los herbívoros prefieren ciertas especies? *Revista de la Biologia Tropical* 35:151-164.

Coley, P. D.; Bryant, P. & Chapin, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.

Diniz, I. R. & Morais, H. C. 1995. Larvas de lepdoptera e suas plantas hospedeiras em um cerrado de Brasilia, DF, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 39:755-770.

Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.

Feeny, P. & Bostock, H. 1968. Seasonal changes in the tannin content of oak leaves. *Phytochemistry*. 7: 871-880.

Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Pp. 1-40. in Wallace, J. & Mansell, R. L. (eds.). Biochemical interactions between plants and insects. *Recent Advances in Phytochemistry*, vol. 10. Plenum, New York.

Fernandes, G.W. 1990. Hypersensitivity: a neglected plant resistance mechanism against insect herbivore. *Environmental Entomology* 19:1173-1182.

Fernandes, G.W. 1998. Hypersensitivity as a phenotypic basis of plant induced resistance against a galling insect (Diptera: Cecidomyiidae). *Environmental Entomology* 27:260-267.

Fernandes, G. W. & Price, P. W. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses. *Oecologia* 76:161-167.

Fernandes, G. W. & Price, P. W. 1991. Comparison of tropical and temperate galling species richness: the role of environmental harshness and plant nutrient status. Pp 91-115 in Price, P. W.; Lewinsohn, T.; Fernandes, G. W. & Benson, W. W. (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions.* John Wiley & Sons, New York. xiv + 639 pp.

Fernandes, G. W. & Price, P. W. 1992. the adaptative significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* 90:14-20.

Feucht, W. & Treutter, D. 1990. Flavan-3-ols in trichomes, pistils and phelloderm of some tree species. *Annals of Botany*. 65: 225-230.

Floate, K.D.; Kearsley, M.J.C. & Whitham, T.G. 1993. Elevated herbivory in plant hybrid zones: *Chrysomela confluens*, *Populus* and phenological sinks. *Ecology* 74:2056-2065.

Floate, D.K.; Fernandes, G.W. & Nilsson, J.A. 1996. Distinguishing intrapopulational categories of plants by their insect faunas: galls on rabbitbrush. *Oecologia* 105:221-229.

Fox, L. R.; Ribeiro, S.P.; Brown, V. K.; Masters, G.J. & Clarke, I. P. 1999. Direct and indirect effects of climate change on St. John's West. *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae). *Oecologia* 120: 113-122.

Futuyma, D.J. & May, R.M. 1992. The coevolution of plant-insect and host-parasite relationships. Pp. 139-166 in Berry, R.J.; Crawford, T.J. & Hewitt, G.M. (eds.) *Genes in Ecology.* Blackwell Science, Oxford.

Gentry, A.H. 1992. *Flora Neotropica. Bignoniaceae - Part II (Tribe Tecomeae).* The New York Botanical Garden, New York.

Gershenzon, J. 1984. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. Pp. 273-321 in Timmermann, B. N.; Steelink, C. & Loewus, F. A. (eds.) *Phytochemical Adaptations to Stress.* Plenum press, New York.

Giulietti, A. M. & Pirani, J. R. 1988. Patterns of geographic distribuition of some plant species from the espinhaço range. Minas Gerais and Bahia, Brazil. Pp 36-69 in Vanzolini, P. E. & Heyer, W. R. (eds). *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns.* Academia Brasileira de Ciência, Rio de Janeiro.

Goodland, R. & Ferri, M. G. 1979. *Ecologia do cerrado*. Itatiaia, Belo Horizonte. 193 pp.

Gontijo, T.A. & Domingos, D.J. 1991. Guild distribution of some termites from cerrado vegetation in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7:523-529.

Gottlieb, O. R. 1990. Phytochemicals: differentiation and function. *Phytochemistry* 29: 1713-1724.

Grubb, P.J. 1986. Sclerophyllys, pachyphylls and pycnophylls: the nature and significance of hard surfaces. Pp. 137-150 in Juniper, B.E. & Southwood, T.R.E. (eds.) *Edward Arnold*, London.

Hamilton, W.D. 1991. The seething genetics of heath and the evolution of sex. in OSAWA, S,. & HONJO, T. (Eds.). *Evolution of Life. Fossil, Molecules, and Culture*. Springer-Verlag, Tokio.

Hamilton, W.D.; Axelrod, R. & Tanese, R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *Proceedings of the National Academy of Sciences (Evolution)* 87:3566-3573.

Harborne, J. B. 1980. Plant phenolics. Pp 129-402 in Bell, E. A. & Charlwood, B. V. (eds.) *Secondary Plant Products: Encyclopedia of Plant Physiology* vol. 8. Springer-Verlag, Berlim, 193 pp.

Haslam, E. 1988. Plant polyphenols (syn. vegetable tannins) and chemical defence - a reappraisal. *Journal of Chemical Ecology*. 14: 1789-1805.

Herms, D. A. & Mattson, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review in Bioogy*. 67: 283-335.

Johnson, H. B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *The Botanical Review*. 41:233-258.

Karlin, S. & Campbell, R.B. 1981. The exixtence of a protected polymorphism under conditions of soft as opposed to hard selection in a multideme population system. *The American Naturalist* 117:262-275.

Lara, A. C. F. & Fernandes, G. W. 1996. The highest diversity of galling insects: Serra do Cipó, Brazil. *Biodiversity Letters*. 3:111-114.

Lee, D. W. & Lowry, J. B. 1980a. Young-leaf anthocyanin and solar ultraviolet. *Biotropica* 12:75-76.

Lee, D. W. & Lowry, J. B. 1980b. Solar ultraviolet on tropical mountains: can it affect plant speciation? *The American Naturalist*. 115:880-883

Loveless, A. R. 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. *Annals of Botany* 26: 551-561.

Mani, M. 1964 *The ecology of plant galls*. The Hague, Netherlands. 464 p.

Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226:537-539.

Marquis, R.J. 1992. Selective impact of herbivores. in Fritz, R.S. & Simms, E.L. (eds.) Plant resistance to herbivores and pathogens. *Ecology, evolution and genetics*. University of Chicago Press, Chicago.

Masters, G.J.; Brown, V.K.; Clarke, I.P.; Whittaker, J.B. & Hollier, J.A. 1998. Direct and indirect effects of climate change on insect herbivores: Auchenorryncha (Homoptera). *Ecological Entomology* 23:45-52.

Mckey, D. B. 1974. Adaptative patterns in alkaloid physiology. *The American Naturalist* 108:305-320.

Medina, E.; Garcia, V. & Cuevas, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forest of the upper rio Negro region. *Biotropica* 22: 51-64.

Pearce, D.W.; Cline, W.R.; Achanta, A.N.; Fankhauser, S.; Pachauri, R.K.; Tol, R.S.J. & Vellinga, P. 1995. The social costs of climate change: greenhouse damage and the benefits of control, 183-224. In Bruce, J.P.; Lee, H. & Haites, E.F. (eds.). *Climate change* 1995. Economic and social dimensions of climate change. Cambridge University Press, Cambridge, 448 p.

Perevolotsky, A. 1994. Tannins in Mediterranean woodland species: lack of responses to browsing and thinning. *Oikos* 71: 333-340.

Price, P.W. 1984. *Insect Ecology*. Wiley, New York.

Price, P. W.; Lewinsohn, T. M.; Fernandes, G. W. & Benson, W. W. 1991. *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Wiley, New York.

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: 468-478.

Price, P. W, Fernandes, G. W.; Lara, A. C. F.; Brawn, J.; Gerling, D.; Barrios, H.; Wright, M.; Ribeiro, S.P. & Rothcliff, N. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of Biogeography*. 25: 581-592.

Rhoades, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. Pp. 3-54. in Rosenthal, G. A. & Janzen, D. H (eds.). *Herbivores - their interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, London.

Rhoades, D. F. & Cates, R. G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivores chemistry. Pp. 168-213. in Wallace, J. & Mansell, R. L. (eds.). *Biochemical interactions between plants and insects*. Recent Advances in Phytochemistry, vol. 10. Plenum, New York.

Ribeiro, S. P.; Pimenta, H. R. & Fernandes, G. W. 1994. Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica* 26: 302-307.

Ribeiro, S. P.; Carneiro, M. A. A. & Fernandes, G. W. 1998. Richness and distribution of free-feeding insect herbivores in Serra do Cipó, an old quartzite Brazilian mountain. *Journal of Insect Conservation* 2:1-12.

Ribeiro, S. P.; Braga, A. O.; Silva, C. H. L. & Fernandes, G. W. 1999. Leaf polyphenols in Brazilian Melastomataceae: sclerophylly, habitats, and insect herbivores. *Ecotropica* 5: 137-141.

Ribeiro, S. P. & Brown, U. K. 1999. Insect herbivory in the crowns of *Tabebuia aurea* and *T. ochracea* (Bignoniaceae): Contrasting the Brazilian Cerrado with the wetland "Pantanal Matogrossense." *Selbyana* 20: 159-170.

Salatino, A. 1993. Chemical ecology and the theory of oligotrophic sclerophorphism. *Anais da Academia Brasileira de Ciência* 65:1-13.

Seigler, D. S. 1977. Primary roles for secondary compounds. *Biochemistry Systematic and Ecology* 5: 195-199.

Schoen, D.J. & Brown, A.H.D. 1991. Intraspecific variation in population gene diversity and effective population size correlates with the mating system in plants. *Proceedings of National Academy of Sciences* USA 88:4494-4497.

Smith, A. P. & Young, T. P. 1987. Tropical alpine plant ecology. *Annual Review in Ecology and Systematics* 18:137-158.

Strong, D.R.; Lawton, J.H. & Southwood, R. 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge.

Turner, J.R.G. 1992. Stochastic processes in populations: the horse behind the cart? Pp. 29-54 in Berry, R.J.; Crawford, T.J. & Hewitt, G.M. (eds.) *Genes in Ecology*. Blackwell Science, Oxford.

Turner, I. M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology* 8:669-675.

Tuomi, J.; Niemela, P.; Haukioja, E.; Sirén, S.; Neuvonen, S. 1984. Nutrient stress: an explanation for plant anti-herbivore response to defoliation. *Oecologia*. 61:208-210.

Wallace, B. 1975. Hard and soft selection revisited. *Evolution* 29:465-473.

Woodman, R. L. & Fernandes, G. W. 1991. Differential mechanical defence: herbivory, evapotranspiration, and leaf hairs. *Oikos* 60: 11-19.

Zucker, W. V. 1983. Tannins: does structure determine function? An ecological perspective. *The American Naturalist* 121:335-365.

Endereço

SÉRVIO P. RIBEIRO
GERALDO WILSON FERNANDES
Evolutionary Ecology of Tropical Herbivores/DBG, ICB/Universidade Federal de Minas Gerais, C.P. 486, CEP 30160-970, Belo Horizonte, MG, Brazil.
e-mail: gwilson@mono.icb.ufmg.br