

ECOLOGIA ALIMENTAR DO GAFANHOTO
Abracris dilecta Walker 1870
(Orthoptera: Acrididae)

CARLOS FRANKL SPERBER

Orientador:
Dr. Thomas Michael Lewinsohn

Este exemplar corresponde a Redação Final
da Tese Defendida pelo candidato Carlos
Frankl Sperber e aprovada pela Comissão
Julgadora. Campinas, 10/02/90.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas, para a obtenção do título de
MESTRE em Ciências Biológicas, área de ECOLOGIA.

Sp36e

16041/BC

CAMPINAS
1991

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as pessoas que ajudaram na elaboração deste trabalho, que foram numerosas e muitas vezes nem sabem o quanto foram importantes,

em especial Lia, Marisete, Mayumi, Alexandre, Adriana, Alpina, Carlos S., Sebaca, Mesa, Fernando, Mohamed, Thomas, Hermógenes, Neusa, Prof. Carbonell, Denise e Kiko;

aos professores, funcionários e alunos do IBILCE, UNESP, São José do Rio Preto, que participaram ou cederam espaço e equipamentos;

aos meus amigos, além dos já citados;

aos meus pais.

ERRATA

A página 43, parágrafo 2, leia-se: (...) A avaliação (...) mostrou que as fêmeas coletadas (fêmur = $12,88 \pm 1,93$ mm, n = 42) foram maiores do que os machos (fêmur = $10,48 \pm 1,78$ mm, n = 23) e nas (...)

A página 48, parágrafo 6, leia-se: (...); *B. bongardii*, não ingerida no campo apesar de ser comum (Tabela 1) é aceita em laboratório. (...)

A página 49, os parágrafos 3, 4 e 5, devem ser eliminados [Na área aqui estudada (...) anteriores a *Abracris* e *Rhachicreagra*.]

A página 59, parágrafo 3, leia-se: (...) a mesma amplitude de dieta individual que no campo (Tabela 11). Isto indica (...)

A página 60, parágrafo 1, leia-se: (...) os gafanhotos apresentaram maiores valores de frequência de aceitação (Tabela 12) que os valores de frequência de consumo no campo (Tabela 5), ou seja, maior número de indivíduos aceitaram cada uma das espécies de planta do que nas observações (...)

A página 76, parágrafo 3, leia-se: (...) SIMPSON & WHITE, 1990), é difícil que isto ocorra com dieta vegetal, pois a composição de nutrientes é bastante semelhante entre diferentes espécies de plantas (HOUSE, 1969).

A página 124, no último parágrafo, leia-se: Não encontramos indicações inequívocas de variação inter-individual na preferência alimentar dos gafanhotos em laboratório.

Para Lia.

INDICE

1. INTRODUCAO	1
2. MATERIAL E METODOS	16
2.1. CARACTERIZACAO DA REGIAO	16
2.2. AREA DE ESTUDO	16
2.3. PLANTAS	18
2.4. GAFANHOTOS	25
2.5. DIETA NO CAMPO	27
2.6. ENSAIOS DE ACEITACAO	29
2.7. ENSAIOS COM DISCOS FOLIARES	29
2.8. ANALISE DOS DADOS	34
3. RESULTADOS E DISCUSSAO	36
3.1. PLANTAS	36
3.2. GAFANHOTOS	41
3.3. DIETA NO CAMPO	44
3.3.1. AMPLITUDE DE DIETA NO CAMPO	50
3.3.2. PREFERENCIA ALIMENTAR NO CAMPO	55
3.4. ALIMENTACAO NO LABORATORIO	57
3.4.1. AMPLITUDE DE DIETA NO LABORATORIO	59

3.4.2. PREFERENCIA ALIMENTAR NO LABORATORIO . . .	66
3.5. FATORES QUIMICOS	78
3.6. COMPARACAO ENTRE EPOCAS	87
3.7. VARIACAO ESPACIAL	98
3.8. SEXO E TAMANHO	102
3.9. VARIACAO INDIVIDUAL	103
4. CONCLUSOES	122
5. RESUMO	125
6. SUMMARY	127
6. BIBLIOGRAFIA	129
7. APENDICE	161
7.1. GAFANHOTOS DE SAO JOSE DO RIO PRETO	161
7.2. CARACTERES PARA IDENTIFICACAO DAS PLANTAS NAS FEZES	161

1. INTRODUÇÃO

Algumas espécies de gafanhotos são conhecidas por erupções populacionais, pois se tornam pragas de grande importância econômica. Elas apresentam características etológicas distintivas (espécies "emigrantes": LIMA, 1939): tem hábito gregário e migratório, apresentando alternância de fases solitárias, em que as populações tem baixa densidade, com fases gregárias, com alta densidade populacional (BENNETT, 1975), quando ampliam a sua dieta (BERNAYS & CHAPMAN, 1978). Porém, a maior parte das espécies de gafanhoto tem hábito solitário, residente e populações reduzidas (espécies "locais"), sem erupções populacionais de importância econômica e com amplitude de dieta mais restrita (BERNAYS & CHAPMAN, 1978).

Dentre os insetos fitófagos os gafanhotos se destacam por apresentarem uma dieta menos restrita (MULKERN, 1967; GANGWERE, 1961), o que pode estar relacionado a seu hábito de alimentação externa (GANGWERE, 1960b, 1966), o que os torna menos dependentes de uma determinada espécie de planta (THOMPSON, 1982; STRONG *et alii*, 1984).

A fase ninfal de gafanhotos geralmente tem ecologia muito próxima da fase adulta e a oviposição, de uma forma geral, não se dá sobre a planta hospedeira, como em insetos fitófagos holometabólicos, e sim no solo (BORROR & DE LONG, 1988). Como são hemimetabólicos, os gafanhotos não apresentam reorganização tecidual na última muda. Tanto jovens como adultos possuem o mesmo hábito alimentar e exploram, na maioria das vezes, o mesmo espectro de

plantas como alimento.

Os gafanhotos são folívoros (ingerem folhas), se utilizam, como a maioria dos insetos fitófagos, do conteúdo celular, não sendo capazes de digerir as paredes celulares, compostas de celulose (ABE, 1991). Eles se distribuem em 3 grandes grupos, segundo o tipo de regime alimentar: os consumidores de Graminae e Ciperaceae (graminívoros); os consumidores de plantas de outras famílias (não-graminívoros) e os que se alimentam tanto de plantas dicotiledôneas como de Graminae, denominados de regime misto (LE GALL, 1989). Estes regimes alimentares estão associados a adaptações morfológicas de mandíbula (ISLEY, 1944; CHAPMAN, 1964; GANGWERE & RONDEROS, 1975).

Há desde espécies de gafanhotos muito polípagas, que ingerem diversas espécies de planta de diversas famílias, dentre as quais se incluem gafanhotos de importância econômica (BERNAYS & CHAPMAN, 1978), passando por espécies de gafanhotos oligófagas, como por exemplo os graminívoros, até espécies de gafanhotos monófagas, o que é bastante raro (LE GALL, 1989).

Em espécies de gafanhotos de grupos taxonômicos menos derivados predominam hábitos não-graminívoros, possivelmente refletindo seu surgimento evolutivo anterior às Graminae (BERNAYS & CHAPMAN, 1978), enquanto a maior parte dos gafanhotos graminívoros pertencem às sub-famílias Acridinae e Gomphocerinae (LE GALL, 1989), mais recentes (SHAROV, 1971). No entanto a evolução da amplitude de dieta não foi unidirecional. Em grupos primitivos de hábito não-graminívoro e geralmente polífago há espécies estritamente monófagas, enquanto entre taxa predominantemente graminívoros (oligófagos) ocorrem espécies polípagas (não-graminívoras) e monófagas (BERNAYS &

CHAPMAN, 1978).

Mesmo gafanhotos polípagos são seletivos (MULKERN, 1967), apresentando preferência alimentar dentre as plantas de sua dieta e podem não se alimentar de determinadas plantas mesmo que morram de inanição (BERNAYS & CHAPMAN, 1978).

Esses insetos podem se alimentar de várias espécies de plantas de famílias distintas e não ingerir plantas das mesmas famílias das plantas normalmente ingeridas (OTTE, 1975). A seleção de alimento é influenciada por uma série complexa de fatores, que incluem disponibilidade de planta-alimento (BEN HALIMA *et alii*, 1984), estado de desenvolvimento da planta (ELLIS *et alii*, 1965; BERNAYS *et alii*, 1974; VISSCHER, 1987), comportamento (MILLER & STRICKLER, 1984), fisiologia (CHAPMAN, 1988) e ecologia (ROWELL *et alii*, 1983) do inseto.

ROWELL *et alii* (1983) verificaram uma relação entre o grau de especialização e o habitat da planta utilizada: *Hylopodetes nigrithorax*, um eumastacídio (Eumastacidae, Caelifera) gregário, que vive sobre pteridófitas de clareira, apresentou preferência alimentar pela espécie de planta que ocorre em clareiras, enquanto *Homeomastax dentata*, eumastacídio solitário, encontrado na mesma mata, com habitat menos restrito, não teve preferência alimentar entre espécies de pteridófitas, ou seja, foi mais generalista.

Em estação seca, quando as plantas de maior valor adaptativo para o inseto estão secas, *Doclostaurus maroccanus* (Acrididae) se alimenta, no campo, de plantas que rejeitou em estação chuvosa. Quando foi alimentado com essas mesmas plantas em laboratório sua aptidão foi reduzida (BEN HALIMA *et alii*, 1984).

Outro fator importante é a possibilidade de gafa-

nhotos apresentarem habituação a alimentos normalmente não consumidos (SZENTESI & BERNAYS, 1984) e aprendizado (LEE *et alii*, 1987; LEE & BERNAYS, 1988, 1990). Estes insetos tem necessidade de ingerir água (GANGWERE, 1960a; BERNAYS, 1977) e seu estado hídrico ou o da planta podem alterar as suas preferências alimentares (LEWIS, 1982, 1984; LEWIS & BERNAYS, 1985; BERNAYS & LEWIS, 1986).

Vários insetos podem se alimentar no laboratório de uma variedade maior de plantas do que aquelas efetivamente ingeridas na natureza, sendo, portanto, a seleção do alimento determinada pelo comportamento dos insetos (FUTUYMA, 1983), e não apenas pela tolerância fisiológica. Tanto gafanhotos de importância econômica, os graminívoros (BERNAYS & CHAPMAN, 1978) ou de regime alimentar misto (BEN HALIMA *et alii*, 1984), quanto espécies locais não-graminívoras (ROWELL, 1985 a,b) consomem, em laboratório, mais plantas do que aquelas ingeridas no campo (LE GALL, 1989).

Gafanhotos graminívoros escolhem determinada planta como alimento dependendo da ausência de compostos repelentes (geralmente produtos vegetais secundários). Este é o caso na maioria das Graminae maduras (BERNAYS & CHAPMAN, 1978), de tal forma que estes gafanhotos podem se alimentar de um grande número de espécies dentro deste grupo.

Gafanhotos de regime alimentar não-graminívoro respondem a compostos secundários vegetais de maneira mais variável: compostos aleloquímicos podem ser tolerados, ou, até, ser fagoestimulantes (BERNAYS & CHAPMAN, 1978).

Vários modelos teóricos foram elaborados para a análise e predição de seleção de alimento e amplitude de dieta de

insetos, destacando-se entre eles, modelos de otimização, que focalizam animais em estado de equilíbrio fisiológico e procuram determinar qual o comportamento que possibilita a obtenção do máximo de energia líquida assimilada, para, com esta energia, maximizar a fecundidade realizada do indivíduo por unidade de tempo e a aptidão esperada de sua prole. Os modelos de otimização prevêm que a amplitude de nicho deve se reduzir quando a disponibilidade de recursos aumenta (EMLEN, 1966; MAC ARTHUR & PIANKA, 1966; LEVINS & MAC ARTHUR, 1969; EMLLEN & EMLLEN, 1975; SCHOENER, 1971; PIANKA, 1974; PYKE *et alii*, 1977; HASSELL & SOUTHWOOD, 1978). O aumento na abundância absoluta do item mais proveitoso deve levar a uma exclusão de itens menos proveitosos da dieta do animal, independentemente da abundância dos itens alimentares menos proveitosos (PYKE, 1984; KREBS & DAVIES, 1988).

A escolha de um item menos proveitoso só deverá depender da abundância deste item quando o animal apresenta "preferência parcial", que é a inclusão de um item menos proveitoso na dieta quando este se apresenta em abundância maior que determinado valor crítico. A preferência parcial deve ocorrer quando a aptidão do animal não depende apenas de um "valor" do alimento, como por exemplo quando a produção de mais prole depende não só de maximizar o ganho líquido energético (GLE), mas também da ingestão de quantidades mínimas de determinados nutrientes, ausentes no item mais proveitoso (PULLIAM, 1974, 1975; PYKE, 1984; BELOVSKY, 1984), ou quando a maior aptidão do animal depende tanto do GLE médio como da variância do GLE, em outras palavras, quando mais vale o certo que o duvidoso (PYKE, 1984; TUTTLE *et alii*, 1990).

Qualquer forma de aprimoramento do desempenho do animal no reconhecimento ou "manuseio" de itens alimentares pode

restringir o número de itens alimentares na dieta, podendo chegar, até, à especialização em um único item (PYKE, 1984). Fatores que restringem o tempo de procura disponível, como curta duração de vida, favorecem polifagia (LEVINS & MAC ARTHUR, 1969).

Variáveis relacionadas ao estado do inseto podem influenciar o processo de seleção de alimento, dentre as quais se destacam fome e idade: insetos mais velhos ou privados de alimentação são mais propensos a aceitar itens alimentares de menor qualidade. O número de espécies vegetais ingeridas pelo gafanhoto **Docostaurus maroccanus** (espécie emigrante, *sensu* LIMA, 1939) aumenta com a idade (BEN HALIMA *et alii*, 1984).

Os modelos de genética populacional foram feitos para insetos holometabólicos, nos quais as plantas representam, geralmente, não só alimento como também abrigo, sendo por isto denominadas "hospedeiras". Em gafanhotos, a interação com as plantas é mais flexível. Por isto é importante aplicar tais modelos com cautela, levando-se em conta as diferenças de nível de associação com as plantas. Tais modelos predizem que, caso uma nova planta hospedeira seja encontrada e ingerida, mas seja menos apropriada para o desenvolvimento do inseto do que a planta hospedeira original, a população do inseto deve evoluir uma de duas alternativas exclusivas: rejeição ou tolerância fisiológica deste item alimentar (JAENIKE, 1990).

Modelos de estado fisiológico (SINGER, 1971, 1983; COURTNEY *et alii*, 1989) foram feitos para insetos holometabólicos (borboletas), onde as fêmeas determinam a planta hospedeira da prole na oviposição. Estes modelos assumem que insetos irão ovipor (ou consumir determinado item alimentar, no caso de gafanhotos) quando o

estímulo que recebe da planta hospedeira (alimento) supera determinado limiar, sendo que o limiar diminui com o tempo de procura, estado alimentar e idade do inseto. Embora esses modelos sejam baseados em borboletas, eles tem aplicações em gafanhotos: as plantas fornecem aos gafanhotos estímulo positivos (substâncias fagoestimulantes; COOK, 1977) e repelentes, e o balanço destes é modulado pelo estado fisiológico do inseto (BERNAYS & CHAPMAN, 1978). Gafanhotos sem alimento por algumas horas se alimentam apesar da ausência de qualquer estímulo gustativo (BLANEY & CHAPMAN, 1970; BERNAYS *et alii*, 1976).

A seleção de alimentos pode ser determinada por fatores proximais (MILLER & STRICKLER, 1984): em áreas onde as plantas-alimento mais proveitosas são abundantes os limiares para aceitação de itens alimentares estarão altos e não ocorrerá consumo de plantas menos proveitosas. Em locais, ou períodos, em que as plantas mais proveitosas forem raras ou sua presença estiver mascarada por associação com outras plantas (ROOT, 1973; ATSATT & O'DOWD, 1976; STANTON, 1983) os limiares se tornam mais baixos e é mais provável o consumo de plantas menos proveitosas (JAENIKE, 1990).

JAENIKE (1990) revisou os fatores seletivos que afetam a especialização (e, por complementação, a polifagia) de insetos fitófagos. Para estes insetos a disponibilidade funcional de recursos não depende apenas da abundância da planta, mas também da adequação das folhas como alimento, determinada principalmente pela ausência de defesas químicas eficientes, como substâncias produzidas pela planta, tóxicas ao inseto (ROSENTHAL & JANZEN, 1979). A multiplicidade de substâncias tóxicas é uma pressão seletiva que favorece indivíduos (fenótipos) mais especializados do fitófago e envolve

mecanismos para vencer as barreiras químicas (EDWARDS & WRATTEN, 1981). Adaptações específicas à planta-alimento podem favorecer a restrição da amplitude de dieta, ocorrendo correlação positiva entre escolha da planta-alimento e desempenho adaptativo do inseto nesta planta (BAILEY & MUKERJI, 1976). No entanto, pode ocorrer rejeição de plantas favoráveis ou aceitação de plantas desfavoráveis, o que pode se dar por limitações na capacidade de reconhecimento e/ou experiência evolutiva com a planta (no caso, por exemplo, de plantas introduzidas). Insetos podem ser selecionados para rejeitar uma grande número de plantas, incluindo tanto espécies apropriadas como inapropriadas para seu desenvolvimento, caso não sejam distinguidas (LEVINS & MAC ARTHUR, 1969).

Alguns autores propõem que substâncias secundárias não representam barreiras à herbivoria e que a predação generalista exerça pressão seletiva para especialização de fitófagos (BERNAYS & GRAHAM, 1988). Muito embora muitas substâncias secundárias sejam repelentes para gafanhotos provocando a rejeição de uma série de plantas, nem sempre estas plantas são desfavoráveis ao inseto (BERNAYS & CHAPMAN, 1978).

Predadores generalistas são um fator importante de mortalidade de muitos insetos (STRONG et alii, 1984) e como parece que consomem principalmente presas generalistas, podem constituir o fator seletivo mais importante para o estreitamento de dieta em insetos fitófagos (BERNAYS & GRAHAM, 1988).

Uma possível explicação para a especialização alimentar em insetos é o aumento evolutivo do desempenho dos mesmos em uma espécie vegetal, o que implica em redução na adaptação a outras

plantas (JAENIKE, 1990).

A competição interespecífica pode constituir outro fator seletivo, favorecendo o estreitamento da amplitude da dieta. Embora a competição por alimento seja rara entre insetos fitófagos (STRONG *et alii*, 1984), ela pode ocorrer em explosões populacionais. Além disso, outros recursos como espaço (microhabitat ou espécie de planta) livre de inimigos (ASKEW, 1961; STRONG *et alii*, 1984) podem ser limitantes. A competição por espaço livre de inimigos favorece insetos que utilizam recursos ou habitats onde o risco de predação ou parasitismo é baixo, podendo favorecer tanto uma ampliação da dieta, por incluir plantas onde a mortalidade é reduzida, como especialização em tais plantas (THOMPSON, 1988).

Fatores que limitam a taxa de encontro de planta-alimento, como raridade da planta e imprevisibilidade, poderiam favorecer a ampliação de dieta (WIKLUND, 1975; THOMPSON, 1982). A imprevisibilidade de encontro de plantas alimentares por insetos fitófagos poderia representar uma defesa contra herbivoria, tornando essas plantas menos sujeitas à pressão seletiva por herbivoria, o que, por sua vez, levaria à redução na alocação de recursos para defesas anti-herbívoros, em relação a plantas previsíveis. Desta forma, plantas imprevisíveis se tornariam mais vulneráveis ao ataque por insetos polípagos (EDWARDS & WRATTEN, 1981), que não dependem de um único recurso para sua alimentação.

Muitas espécies de insetos polípagos se alimentam de plantas raras, difíceis de encontrar ou imprevisíveis, enquanto espécies especialistas geralmente utilizam plantas abundantes ou facilmente encontráveis (SOUTHWOOD, 1972; STRONG *et alii*, 1984; OTTE & JOERN, 1977; CATES, 1980). Este tipo de comportamento é esperado

tanto por modelos de otimização como de estado fisiológico (JAENIKE, 1990). No entanto há trabalhos que chegaram à conclusão oposta: em vários grupos de borboleta, aquelas espécies que utilizam plantas lenhosas tem dietas mais amplas que espécies que utilizam plantas herbáceas, presumivelmente menos previsíveis e menos aparentes (FUTUYMA, 1976). Há ainda trabalhos que não encontraram diferença de amplitude de dieta entre espécies que se utilizam de plantas lenhosas *versus* herbáceas (HAYES, 1982; GASTON & REAVEY, 1989).

A variação na previsibilidade de plantas pode explicar algumas tendências latitudinais: espécies tropicais de homópteros (EASTOP, 1973; WOOD & OLMSTEAD, 1984; DIXON *et alii*, 1987), besouros (BEAVER, 1979) e borboletas Papilionidae (SLANSKY, 1973; SCRIBER, 1988) são, de uma forma geral, menos especializados que suas correlatas temperadas. Nos trópicos a diversidade de plantas é muito maior que em regiões temperadas, o que pode dificultar o encontro de espécies particulares de planta.

A redução da dependência por determinadas espécies de planta poderia conferir maior estabilidade a populações de insetos polípagos que populações de especialistas (MAC ARTHUR, 1955), mas tal padrão é pouco nítido na natureza (REDFEARN & PIMM, 1988).

Outro fator relativo às plantas alimentares que pode afetar a evolução da amplitude de dieta é a imprevisibilidade da qualidade da planta, ou seja sua adequação para o desenvolvimento e reprodução do inseto. Grande variabilidade intra-específica e sobreposição das variâncias inter-específicas favorecem, através de seleção natural, indivíduos polípagos (MICHAUD, 1990). Um comportamento deste tipo pode constituir uma estratégia de "espalhamento de risco", ou seja, a aceitação de maior quantidade de espécies de

planta para diminuir o efeito de mortalidade ou mau desenvolvimento dos insetos que se alimentaram de uma das espécies de planta sobre a população (ROOT & KAREIVA, 1984). O espalhamento de risco só levará a aumento significativo de aptidão em populações pequenas de fitófagos (COURTNEY, 1986b).

Caso a aptidão de um indivíduo que seleciona determinada planta hospederia aumente com o número de outros indivíduos da mesma espécie que selecionam esta planta, a especialização poderá ser favorecida, enquanto que se a aptidão de dieta for inversamente relacionada a densidade co-específica, a ampliação de dieta deverá ser favorecida. Ambos os processos são considerados "dependentes de densidade" (JAENIKE, 1990).

Em macrolepidópteros a amplitude de dieta aumenta com o tamanho corporal (WASSERMAN & MITTER, 1978; GASTON & REAVEY, 1989) e foi proposto que isto se dá por maior tolerância dos animais maiores a variações de fatores físicos, associada à utilização de várias espécies de planta.

A amplitude do nicho tem dois componentes (ROUGHGARDEN, 1972; FUTUYMA & MORENO, 1988): "intra-fenotípico" ou plasticidade fenotípica (VIA & LANDE, 1985) e o componente "inter-fenotípico" (PIANKA, 1974). Estes componentes podem ser traduzidos por variação intra-individual e inter-individual, respectivamente. Variação inter-individual tem importantes implicações na dinâmica de populações, em especial durante processos de competição (LOMNICKI, 1988).

Segundo a "hipótese de variação de nicho" (VAN

VALEN, 1965), populações que ocupam nichos ecológicos mais amplos devem ser mais variáveis, tanto no fenótipo como no genótipo, que populações com nichos mais estreitos. Foi encontrada variação inter-individual em vários invertebrados (HEINRICH, 1976, 1979; WEST, 1986, 1988), inclusive gafanhotos (BEN HALIMA et alii, 1985). BEN HALIMA et alii (1985) sugerem que, assim como o nicho trófico realizado é igual ao nicho potencial em espécies exclusivamente monófagas, em espécies polífagas o espectro de consumo trófico de uma população não passa de uma pequena parcela do espectro de consumo da espécie. Ana logamente a amplitude de dieta de um indivíduo pode ser menor que aquela da população. Os autores encontraram indicações de variação inter-individual de dieta em uma população de *Doclostaurus maroccanus* (Orthoptera, Acrididae). Porém um estudo de morfologia de mandíbulas de gafanhotos de região semi-árida no continente norte-americano não detectou maior variação individual dos gafanhotos com dietas mais generalistas (PATTERSON, 1983).

Diferenças intra-populacionais de dieta podem ser resultado de plantas diferentes nas diferentes regiões da ocorrência geográfica dos inseto (FOX & MORROW, 1981; ROWELL, 1985a,b) mas podem também ser resultado de outros fatores, inclusive variação genética dos insetos, pelo menos em fitófagos mais especializados que gafanhotos. VIA (1990) concluiu que a maior parte da variação genética em resposta à planta hospedeira é intra-populacional.

Tanto os modelos de otimização como os de genética populacional predizem que todos os membros da população adotarão respostas comportamentais semelhantes em relação às diversas plantas alimentares. Caso a aptidão da prole diminua com o aumento no número de insetos que utilizam determinada planta e haja polimorfismo

genético em um **locus** isolado para utilização de espécie de planta hospedeira (ou alimento) pode ocorrer seleção dependente de densidade, favorecendo indivíduos que preferirem plantas sub-utilizadas. O polimorfismo genético de preferência de hospedeira deve ser perdido em condições de seleção forte, quando a aptidão independe da densidade do inseto (FUTUYMA & PETERSON, 1985). Mesmo uma quantidade pequena de seleção fraca (**soft selection**) é suficiente para relachar enormemente as condições para a manutenção de polimorfismo genético para uso de hospedeira (JAENIKE, 1990).

O aprendizado pode ser uma causa não genética de variação intra-populacional (inter-individual) (JAENIKE, 1990) e o estado fisiológico do inseto, como fome ou idade, podem causar tanto variação inter- como intra-individual, ambas intra-populacionais (MILLER & MILLER, 1986).

Os gafanhotos apareceram como grupo isolado provavelmente no Jurássico (SHAROV, 1971), porém o aparecimento de grande número de espécies (radiação adaptativa) aconteceu no Terciário, após o desenvolvimento das Angiospermae, com as quais os representantes atuais estão associados quase que exclusivamente. As plantas apresentaram mudanças críticas que favoreceram estes insetos, como a redução em taninos condensados, substâncias químicas antibióticas presentes nas plantas do Jurássico e em suas descendentes contemporâneas (SWAIN, 1978), e o amplo desenvolvimento de hábito herbáceo (BERNAYS & CHAPMAN, 1978).

A amplitude de nicho parece ser evolutivamente conservadora: espécies do mesmo grupo taxonômico diferem menos na amplitude de nicho que espécies aparentadas de grupos distintos

(FUTUYMA & MORENO, 1988; FUTUYMA, 1988; JAENIKE, 1990). De uma forma geral, espécies de gafanhotos de uma mesma sub-família tem regime alimentar mais semelhante entre si que em relação a espécies de outras sub-famílias (GANGWERE, 1961).

Há evidências de que alguns grupos taxonômicos de gafanhotos com antepassados tolerantes a compostos químicos secundários perderam a tolerância (por exemplo graminívoros), desenvolvendo adaptações morfológicas (mandíbulas) especializadas e, posteriormente, readquiriram tolerância ampla ou mais restrita (BERNAYS & CHAPMAN, 1978).

De uma forma geral prevalece uma falta de associação estreita entre espécies particulares de planta e gafanhotos. Isto sugere que é improvável que a química de qualquer espécie ou grupo de espécies de planta possa ter tido influência evolutiva sobre gafanhotos, assim como é improvável que gafanhotos possam ter exercido pressão seletiva suficiente sobre determinada espécie de planta a ponto de alterar sua evolução (BERNAYS & CHAPMAN, 1978).

Outros fatores, como modificações biogeográficas, parecem ter tido papel importante na evolução de gafanhotos. Na América tropical há uma afauna diferenciada de gafanhotos, com sub-famílias exclusivas desta região. Algumas espécies de Ommatolampinae, uma das sub-famílias de gafanhotos neotropicais, parecem ser relíquias oportunistas de uma fauna que prosperou em floresta amazônica mais xérica, que precedeu o período atual, pois estes gafanhotos ocorrem em clareiras, bordas de rios e de cultura e no interior de culturas de até 7 anos de idade (AMEDEGNATO & DESCAMPS, 1980).

A espécie *Abracris dilecta* Walker 1870 (Acrididae,

Ommatolampinae, Abracrini), objeto deste estudo, pode pertencer a este grupo, pois habita basicamente bordas de mata, clareiras de cerrado e formações vegetais pouco densas e sombreadas (CARBONELL et alii, 1980), embora haja espécies do mesmo gênero que habitam floresta úmida (ROWELL, 1987). *A. dilecta* é uma espécie de distribuição ampla, em comparação a outros gafanhotos neotropicais, ocorrendo do México à Argentina, em locais secos e arbustivos, como floresta seca e savana (= campo cerrado) (DESCAMPS, 1975; ROBERTS & CARBONELL, 1981; MONNE & ROPPA, 1988).

Em contraste com a maior parte dos gafanhotos amazônicos da mesma sub-família, que são micrópteros (AMEDEGNATO & DESCAMPS, 1980, 1981 e 1982) ou ápteros (*Rachicreagra* spp, tribo Abracrini: JAGO & ROWELL, 1981), *A. dilecta*, assim como as outras espécies do gênero (ROBERTS & CARBONELL, 1981), é alado, o que pode ter sido o fator responsável pela distribuição geográfica mais ampla deste gafanhoto.

Este estudo teve como objetivo analisar a ecologia alimentar de gafanhotos *A. dilecta* adultos em uma área de borda de mata, nos seguintes aspectos: variação da seleção e amplitude de dieta no tempo e em relação à disponibilidade de recursos, comparando duas estações climáticas com abundâncias de plantas contrastantes; variação da alimentação dos gafanhotos no espaço; características químicas, a partir de literatura, que possam estar relacionadas à seleção alimentar da espécie; variação intra-populacional de preferência alimentar e fatores a ela relacionados.

2. MATERIAL E METODOS

2.1. CARACTERIZAÇÃO DA REGIÃO

A área onde foram coletados os gafanhotos e onde foi estimada a abundância de plantas se localiza no município de São José do Rio Preto, estado de São Paulo. A região tem clima tropical úmido (BROWER & ZAR, 1984), temperatura média anual de 25^o C e precipitação média anual de 1180 mm, com duas estações contrastantes (Figura 1): estação chuvosa, onde se concentra a precipitação anual, mais quente (verão), se estendendo de outubro a março, e estação seca, o inverno, de abril a setembro, quando ocorre 15% da precipitação total anual (BARCHA, 1980).

Com a ocupação humana ocorreu um processo de savanização progressiva, por derrubada de florestas e queimadas periódicas, reduzindo a floresta original a menos de 5% da área do município, segundo estimativas da Divisão Regional de Agricultura de São José do Rio Preto (Secretaria da Agricultura e Abastecimento, Governo do Estado de São Paulo). Outros 5% são ocupados por mata de cerrado (cerradão) e 7% tem vegetação de campo de cerrado. Prevaecem, na região, os campos de pastagem (33% da área do município) e as culturas de laranja, café, milho, arroz e seringueira.

2.2. ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo se localiza a 49^o 20'W e 20^o 47'S

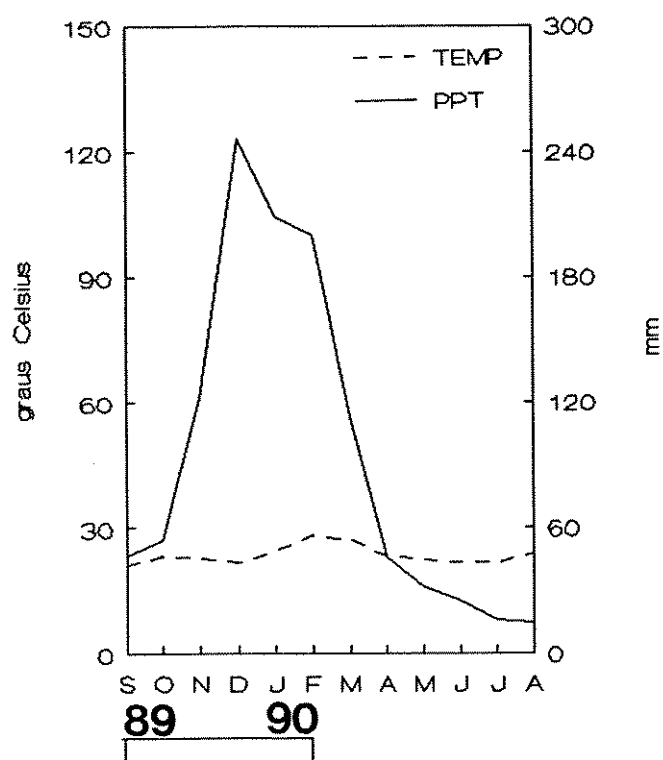


FIGURA 1: Climograma da região de São José do Rio Preto, SP, com dados específicos para o período do estudo assinalado sob o gráfico. [1] Segundo WALTER (1973, apud BROWER & ZAR, 1984); Dados de BARCHA (1980) e do Laboratório de Geologia Ambiental, Depto. Geociências, UNESP, S.J. Rio Preto, SP.

(CARTA DO BRASIL, 1965) e se estende por 360m, de nordeste a sudoeste, com ligeiro desnível neste sentido, ao longo da borda de uma mata, abrangendo, na sua largura, 20m de pastagem e 10m de mata, perfazendo 1,08 ha (Figura 2). A mata, na parte sudeste da área de estudo, é semi-caducifolia, com aproximadamente 3 km de perímetro, nos limites da Chácara Santa Isabel. Esta mata tinha, em 1965, 7.3 km de perímetro e deve ser remanescente da floresta original da região. A mata tem árvores de até 20m de altura, incluindo angico, jequitibá

a das chuvas, de setembro a meados de novembro de 1989, denominada "SECA" e 9 foram efetuados no pico da estação chuvosa, da segunda metade do mês de novembro de 1989 a fim de janeiro de 1990, denominada "CHUVA" (Figura 1). A precipitação foi de 116 e 562 mm, na SECA e CHUVA respectivamente (Lab. Geologia Ambiental, Depto. Geociências, UNESP, S.J.Rio Preto, SP).

A área foi dividida em nove "SETORES", transversais à borda da mata, de 40m de largura cada (Figura 2). Os transetos partiram de um ponto na pastagem, a 20m da borda da mata, e se estenderam até 10m mata adentro, perfazendo 30m de extensão. Os limites dos SETORES foram demarcados no local, possibilitando a sua determinação, quando da coleta dos animais.

A localização de cada transeto foi determinada por sorteio, num universo de 400 pontos (distantes 10 cm entre si), em cada SETOR amostral. Os SETORES foram amostrados numa sequência alternada. Este procedimento amostral permitiu combinar aleatoriedade à amostragem homogênea da área de estudo (HURLBERT, 1984).

Para estimar a abundância de recursos para os gafanhotos foi calculada a área foliar interceccionada por cada transeto, entre 0 e 2m do solo. Para isto foi medido o comprimento da projeção horizontal de cada aglomerado de folhas sobre o transeto e o comprimento na vertical, do aglomerado de folhas, no local em que o aglomerado foi interceptado. A área foliar foi calculada multiplicando-se a medida horizontal pela altura, obtendo-se um valor de área foliar interceptada. A largura do transeto foi considerada unitária. Finalmente foram somados os valores de área foliar interceptada de cada uma das 6 espécies vegetais apresentadas nos ensaios com discos foliares (ver item 2.7), de um sétimo grupo, abrangendo todas as

Graminae e Ciperaceae, e de um oitavo grupo, que abrangeu todas as demais plantas.

Para avaliar a heterogeneidade espacial da distribuição das plantas os dados foram analisados paralelamente, subdivididos em duas "FAIXAS" amostrais arbitrárias, A e B, abrangendo três SETORES cada, excluindo os dois SETORES marginais da área de estudo e o SETOR central, que separou as FAIXAS (Figura 2). Desta forma cada FAIXA amostral teve 120m de comprimento, paralelos à borda da mata, por 30m de largura, transversais à borda mata, separadas entre si por 40m. O número de amostras (transetos) em cada FAIXA foi de 6, 3 em cada "época" de coleta.

Foi feita análise descritiva da distribuição transversal à borda da mata, dividindo-se os transetos em três regiões, a saber:

PASTO-ABERTO = vegetação de pastagem, entre 10 e 20m de distância da borda da mata;

PASTO-SOMBRA = entre a borda da mata e 10m pastagem adentro;

MATA = abrangendo 10m de vegetação de sub-bosque de mata.

Foram montadas exsicatas de 81 espécies de planta (Tabela 1), identificadas na sua maioria pelo Prof. Dr. Hermógenes F. Leitão Filho (Depto. Botânica, UNICAMP, Campinas, SP). *Desmodium* spp foram identificadas pela Profa. Dra. Ana M. Goulart de Azevedo Tozzi (Depto. Botânica, UNICAMP), *Helicteres ovata* pela Profa. Edivani V. Franceschinelli e espécies diversas pela Profa. Dra. Neusa Taroda-Ranga (Depto. Botânica, IBILCE, UNESP, São José do Rio Preto, SP). A

TABELA 1: Plantas encontradas na área de estudo, em São José do Rio Preto, SP.

Planta [1]	Abundância

Angiospermae (Antophyta)	
Urticales	
Ulmaceae	
<i>Celtis spinosa</i> [F,G]	++
Santalales	
Opiliaceae	
<i>Agonandra engleri</i> [E,?]	-
Centrospermae	
Nyctaginaceae	
<i>Guarira</i> sp [F,?]	-
Magnoliales	
Annonaceae	
<i>Xylopia aromatica</i> [E,F,P]	+
Monimiaceae	
<i>Siparuna guianensis</i> [G]	-
Lauraceae	
<i>Nectandra cf. rigida</i> [F,G]	+
Aristolochiales	
Aristolochiaceae	
<i>Aristolochia esperanzae</i> [F,A]	++ [2]
Rosales	
Leguminosae	
Momosoideae	
<i>Enterolobium</i> sp [G]	-
Leguminosae	
Caesalpinioideae	
<i>Bauhinia bongardii</i> [F,G]	+
<i>Hymenea</i> sp [G]	-
Faboideae (= Papilionoideae)	
<i>Desmodium adscendens</i> [F,P]	+
<i>Desmodium aff. affine</i> [?]	++
<i>Desmodium barbatum</i> [P]	++
<i>Desmodium aff. incanum</i> [?]	++
<i>Desmodium incanum</i> [A]	++
<i>Desmodium subsericeum</i> [?]	++
<i>Desmodium uncatum</i> [?]	++
<i>Desmodium</i> sp [F,G]	++

Planta [1]	Abundância

Geraniales	
Erythroxylaceae	
Erythroxylon campestre [E,G]	+
Erythroxylon cf. cuneifolium [G]	+
Euphorbiaceae	
Dalechampia tryphylla [F,G]	++
Sebastiania sp [F,?]	-
Rutales	
Meliaceae	
Guarea guidonia [P]	-
Trichilia casaretti [E,F,G]	++
Trichilia claussoni [E,G]	++
Malpighiaceae	
Byrsonima intermedia [E,A]	+
não identificada (sp 417) [F,?]	-
Sapindales	
Sapindaceae	
Cupania cf. oblongifolia [F,G]	-
Matayba eleaginoides [E,G]	-
Paullinia sp [G]	+
Serjania communis [F,P]	++
Celastrales	
Celastraceae	
Maytenus sp [G]	-
Peritassa sp (cf. volubilis) [E,?]	-
Rhamnales	
Rhamnaceae	
Gouania sp [G]	-
Rhamnidium elaeocarpum [E,F,?]	++
Malvales (= Columniferae)	
Tiliaceae	
Luehea paniculata [E,G]	-
Luehea speciosa [P]	-
Sterculiaceae	
Helicteres ovata [E,F,?]	++
Waltheria indica [E,P]	+
Malvaceae	
Sida cf. glaziovii [E,A]	++
Wissadula cf. subpeltata [F,G]	+

TABELA 1: folha 3

Planta [1]	Abundância
Violales	
Flacourtiaceae	
Casearia sylvestris [F,P]	+
Cucurbitales	
Cucurbitaceae	
não identificada (sp 418) [?]	+
Myrtiflorae (= Myrtales)	
Melastomataceae	
Miconia albicans [E,P]	-
Combretaceae	
Terminalia argentea [G]	-
Terminalia brasiliensis [E,F,G]	+
Gentianales (= Contortae p.p.)	
Apocynaceae	
Aspidosperma sp (sp 195) [E,G]	+
não identificada (sp 664) [E,?]	+
Asclepiadaceae	
não identificada (sp 225) [F,?]	++
Rubiaceae	
Alibertia cf. sessilis [E,?]	++
Chomelia sp [F,G]	+
Diodia teres [E,F,A]	+
Guettarda cf. uruguensis [F,G]	+
Randra armata [?]	-
Tubiflorae	
Boraginaceae	
Tournefortia sp [F,G]	-
Verbenaceae	
Lantana camara [F,P]	-
Lantana lilacina [F,?]	-
Lantana sp [E,G]	-
Labiateae	
Hyptis suaveolens [E,F,P]	++
Solanaceae	
Capsicum sp [?]	-
Solanum paniculatum [E,P]	+
Bignoniaceae	
Ferderichia speciosa [E,?]	-
Campanulales (= Synandreae)	
Compositae	
Mutisieae	
Chaptalia integerrima [F,A]	+
Chaptalia nutans [?]	+
Gochnatia barrosii [?]	-

TABELA 1: folha 4

Planta [1]	Abundância

Vernonieae	
<i>Elephantopus mollis</i> [F,P]	++
<i>Orthopappus angustifolius</i> [F,A]	++
<i>Vernonia brasiliiana</i> [E,F,G]	G
<i>Vernonia ferruginea</i> [E,F,P]	++
<i>Vernonia ruficoma</i> [E,G]	-
Eupatorieae	
<i>Eupatorium squalidum</i> [A]	-
<i>Eupatorium</i> sp [E,A]	-
Tageteae	
<i>Blainvillea</i> cf. <i>biaristata</i> [F,A]	-
Inuleae	
<i>Pterocaulon lanatum</i> [E,F,A]	++
Astereae	
<i>Baccharis dracunculifolia</i> [E,F,A]	+
Liliiflorae	
Liliaceae	
<i>Smilax</i> sp [F,G]	+
Graminales	
Gramineae	
<i>Brachiaria bizantha</i> [G]	-
<i>Brachiaria</i> cf. <i>decumbens</i> [G]	+
<i>Chloris</i> sp [?]	+
<i>Paspalum</i> sp [E,G]	++
Cyperales	
Cyperaceae	
não identificada [?]	+

[E] = plantas utilizadas na confecção de lâminas de referência com epitélío ou

[F] = com fragmentos fecais

P = presença da espécie na região de origem evolutiva dos gafanhotos, América Central, norte da Am. Sul ou norte do Brasil

G = não há informação sobre a espécie mas o gênero está presente

A = a espécie está ausente,

? = faltam informações)

Abundância das plantas na área de estudo: (++) = muito abundante, (+) = comum, (-) = rara)

[1] Classificação a partir de JOLY (1979)

[2] sazonal

Tabela 1 apresenta, entre outros, a distribuição geográfica das espécies de planta, a partir da literatura (ALLAN (sem data); DE CARVALHO (1987); DIAS (1988); DODSON & GENTRY (1978); HARTSHORN & POVEDA (1983); HILTY 1980); HOEHNE (1927a,b); LEITÃO FILHO *et alii* (1972); LORENZI (1982); MARCON-DES-FERREIRA NETO (1988); WHEELWRIGHT *et alii* (1984); P. G. WINDISCH (Depto. Botânica, IBILCE, UNESP, S.J.Rio Preto, com. pess.)).

2.4. GAFANHOTOS

Na área de estudo foram encontradas 8 espécies de gafanhoto (Apêndice 1). *A. dilecta* (Figura 3) foi escolhido como objeto deste estudo por ser mais abundante, e portanto, de captura mais fácil. *A. dilecta* apresenta características de coloração distintivas de outros gafanhotos, mesmo de espécies crípticas (CARBONELL *et alii*, 1980) o que eliminou qualquer risco deste estudo incluir erroneamente mais de uma espécie de gafanhoto.

Para a coleta dos gafanhotos a área de estudo era percorrida longitudinalmente. Os gafanhotos eram localizados ao pularem e iniciarem vôo, que podia alcançar 20m de distância e 3m de altura, interrompido, bruscamente e de forma característica, com o pouso em ramo ou tronco. A coleta foi feita com auxílio de rede entomológica (puçá) e frasco translúcido com tampa. Foi registrado o SETOR onde cada gafanhoto foi coletado. A determinação do local de coleta a um nível menor de resolução (por exemplo, segundo a distância à borda da mata) não foi possível devido à distância percorrida

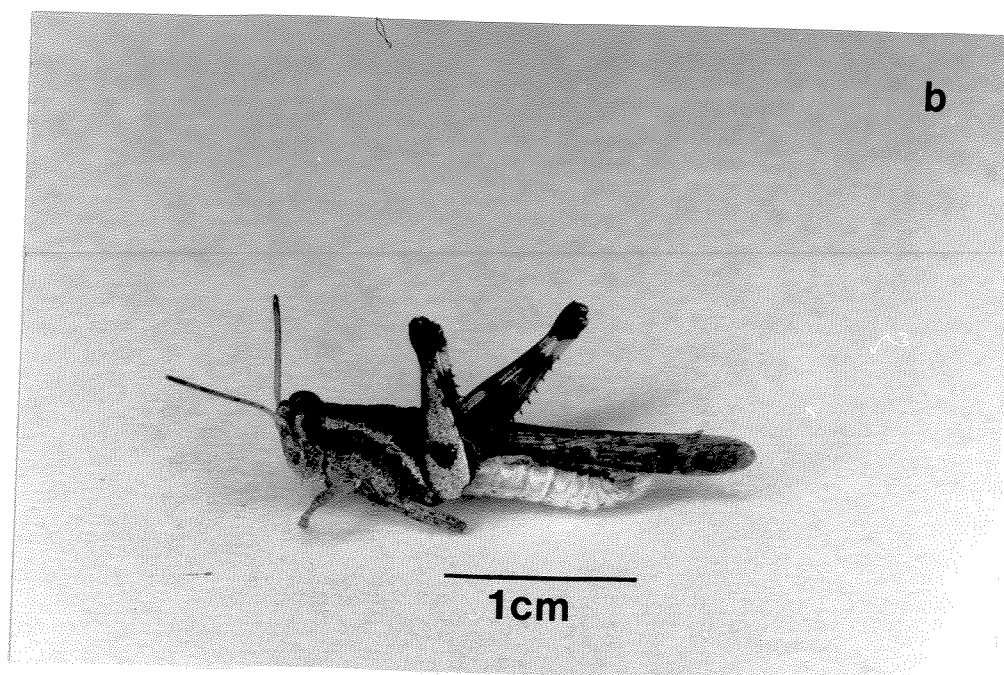
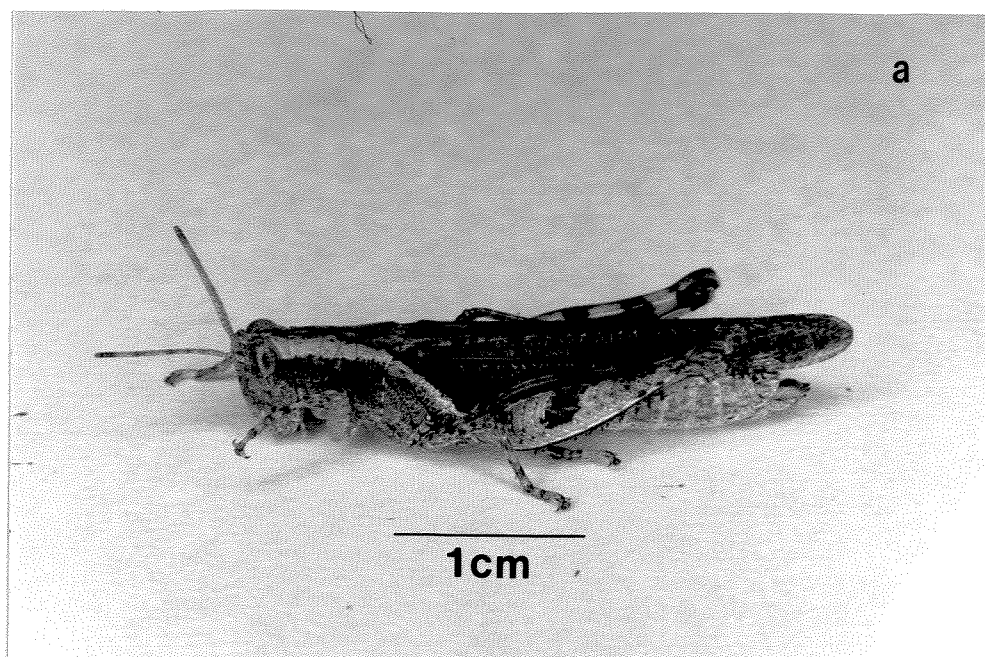


FIGURA 3: Gafanhoto *A. dilecta* A: fêmea e B: macho. Foto: A. Mesa

pelos gafanhotos durante fuga, de até 20m, o que torna o nível de incerteza quanto à proveniência do animal bastante grande.

A densidade de gafanhotos no campo foi estimada pelo número de animais coletados por tempo de coleta, percorrendo-se toda a área de estudo.

Para determinação do tamanho corporal dos gafanhotos foi medido o comprimento do fêmur posterior, constante para cada indivíduo e proporcional ao tamanho do corpo (ATKINSON & BEGON, 1987).

Os gafanhotos encontrados em São José do Rio Preto (Apêndice 1) foram identificados, na sua maioria, pelo Prof. Dr. Carlos S. Carbonell (Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro, RJ) e algumas espécies pelo Prof. Dr. Alejo Mesa (Depto. Biologia, UNESP, Rio Claro, SP).

2.5. DIETA NO CAMPO

Para verificar quais plantas eram consumidas no campo pelos gafanhotos, como proposto por MULKERN & ANDERSON (1959), foram recolhidas as fezes eliminadas por 69 indivíduos no período de aproximadamente 24 horas, após sua coleta. Durante este período os gafanhotos foram mantidos em jejum. Outros gafanhotos apresentam trânsito do bolo alimentar de no máximo 10 horas (BAINES et alii, 1973), esvaziando o tubo digestivo a cada 24 horas (BEN HALIMA et alii, 1984).

As fezes foram maceradas sobre lâminas de microscopia e a morfologia de fragmentos epiteliais e de tricomas foi anali-

sada. Vários gafanhotos apresentaram fragmentos fecais de mais de uma planta e cada espécie vegetal identificada nas fezes foi considerada uma observação, perfazendo 109 observações no total. Os critérios para a identificação das plantas (Apêndice 2) foram definidos a partir de um laminário de referência, com epitélio foliar das plantas ou fragmentos fecais de gafanhotos mantidos em laboratório e alimentados com plantas de uma espécie de cada vez. O laminário abrangeu 53 espécies de planta encontradas na área de estudo (Tabela 1).

A frequência de consumo foi calculada como sendo o número de indivíduos que apresentaram determinada planta em sua fezes sobre o número total de indivíduos analisados, vezes 100.

Quando analisada a diferença entre frequência de consumo e abundância relativa das plantas no campo e encontrado que o consumo foi maior que a abundância, caracterizou-se preferência alimentar (HASSEL & SOUTHWOOD, 1978; MESSINA & ROOT, 1980).

Para comparação com outros estudos foram calculados os índices de amplitude da dieta dos gafanhotos segundo JOERN (1979) e segundo a fórmula utilizada por FUTUYMA e GOULD (1979), adaptada aos dados do presente trabalho:

$$B = \left(- \sum_{j=1}^r p_j \log p_j \right) / \log r$$

sendo p_j a frequência de observações de fragmentos vegetais da espécie j nas fezes e r o número de espécies vegetais ingeridas. Na fórmula original r abrange também espécies não ingeridas, já que o índice B foi calculado para um conjunto de espécies de inseto, no trabalho original.

2.6. ENSAIOS DE ACEITAÇÃO

Para verificar quais plantas são aceitas como alimento pelos gafanhotos, 51 indivíduos foram mantidos, isoladamente, por um período de três a 14 dias, em sacos plásticos, com fragmentos² (maiores ou iguais a 25 cm) de folhas de sete a 15 espécies vegetais simultaneamente, com área foliar aproximadamente igual entre espécies, além de uma fonte de água (ensaios de aceitação). Nos períodos mais longos destes ensaios ocorreu murchamento de várias folhas e início de decomposição de algumas, o que significa que períodos tão longos deverão ser evitados em próximos trabalhos. Foi verificada a frequência de aceitação (número de indivíduos que "comeram" sobre número para os quais a planta foi oferecida), abrangendo 31 espécies de planta. Quando a área foliar consumida foi extremamente reduzida, sendo difícil diferenciar alimentação efetiva de degustação e rejeição do alimento, comportamento comum em gafanhotos (LEWIS & VAN EMDEN, 1986), considerou-se que as plantas foram rejeitadas pelos insetos.

35 gafanhotos foram mantidos por 1 a 2 dias com uma única planta, abrangendo 37 espécies vegetais, para a confecção das lâminas de referência com suas fezes (Tabela 1).

2.7. ENSAIOS COM DISCOS FOLIARES

Logo após a coleta os gafanhotos foram separados e mantidos por um período de jejum de um a dois dias, com um algodão

umedecido, como fonte de água. Após este período cada indivíduo foi transferido para uma caixa com tampa translúcida, de 12 x 9 x 2.5 cm, onde havia algodão embebido em água, embutido no centro do assoalho de isopor, e quatro discos de 3.3 cm de diâmetro, recortados de folhas de quatro espécies vegetais, distribuídos aleatoriamente, um em cada canto da caixa (Figura 4). Os discos foram presos com alfinetes entomológicos, a 2 cm de altura do assoalho.



FIGURA 4: Caixa experimental, utilizada nos ensaios com discos foliares e um gafanhoto, *A. dilecta*, se alimentando.

As folhas, utilizadas para o recorte dos discos, foram coletadas ao lado da área de estudo, em habitat semelhante, evitando-se folhas muito novas ou senescentes. Quando as folhas disponíveis para a montagem de ensaios eram menores que o tamanho desejado para os discos, foram conjugados pedaços de mais de uma folha, para completar a área desejada (Figura 4). Os gafanhotos foram mantidos por 24 horas nestas condições.

Foram escolhidas, para os ensaios, plantas comuns na área de coleta, presentes em habitats contrastantes e de porte (adulto) contrastante (Tabela 2).

Na área aberta e ensolarada de pastagem predominaram as dicotiledôneas *Elephantopus mollis* (Compositae: tribo Vernonieae), *Orthopappus angustifolius* (Compositae: tribo Vernonieae) e *Hyptis suaveolens* (Labiatae: Lamiaceae) (Figura 5), plantas herbáceas invasoras de culturas (LEITÃO FILHO et alli, 1972; LORENZI, 1982).

Na região de pastagem junto à borda da mata sombreada, foram escolhidas *Bauhinia bongardii* (Leguminosae: sub-família Cesalpinioideae) e *Rhamnidium elaeocarpum* (Rhamnaceae) (Figura 5), ambas de porte adulto arbóreo. As folhas utilizadas nos ensaios provieram de indivíduos de uma área adjacente à área do estudo, de porte arbustivo (jovens) a sub-arbóreo.

TABELA 2: Plantas utilizadas em ensaios com discos foliares, porte, habitat e COMBINAÇÃO experimental.

Código	Planta	Família	Porte	Habitat
BAU	<i>Bauhinia bongardii</i>	Leguminosae	arbórea	PASTO-SOMBRA
RHA	<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	Rhamnaceae	arbórea	PASTO-SOMBRA
CHO	<i>Chomelia</i> sp	Rubiaceae	arbórea	MATA
ELE	<i>Elephantopus mollis</i>	Compositae	herbácea	PASTO-ABERTO
ORT	<i>Orthopappus angustifolius</i>	Compositae	herbácea	PASTO-ABERTO
HYP	<i>Hyptis suaveolens</i>	Labiatae	herbácea	PASTO-ABERTO

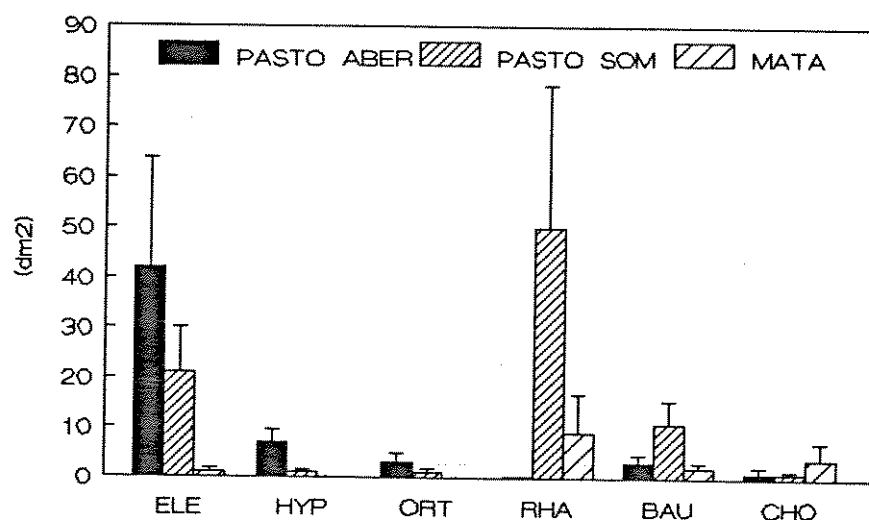


FIGURA 5: Area foliar das espécies de planta amostradas no campo e utilizadas em ensaios com discos foliares, em três regiões, paralelas à borda da mata (PASTO-ABERTO, PASTO-SOMBRA e MATA), na área de estudo. As barras verticais representam o erro padrão das médias.

Na região de mata foi escolhida *Chomelia* sp (Rubiaceae) (Figura 5), de hábito adulto arbóreo, sobre qual foram observados gafanhotos *A. dilecta*, no campo.

Foram realizados ensaios com seis espécies vegetais, em três "COMBINAÇÕES" (Tabela 3). A "COMBINAÇÃO I" incluiu *Bauhinia bongardii*, *Elephantopus mollis*, *Hyptis suaveolens*, e *Rhamnidium elaeocarpum*; a "COMBINAÇÃO II" inclui *Bauhinia bongardii*, *Chomelia* sp *Orthopappus angustifolius* e *Rhamnidium elaeocarpum*; a "COMBINAÇÃO III" incluiu *Chomelia* sp, *Elephantopus mollis*, *Hyptis suaveolens*, e *Orthopappus angustifolius*. Com a COMBINAÇÃO I foram

realizados ensaios com 12 gafanhotos na SECA e com 10 gafanhotos na CHUVA, com a COMBINAÇÃO I, compreendendo três replicações para cada gafanhoto. Com a COMBINAÇÃO II foram realizados ensaios com 12 gafanhotos na SECA e com 6 na CHUVA, com duas replicações para cada gafanhoto. Com a COMBINAÇÃO III foram realizados ensaios apenas na CHUVA, com 8 gafanhotos e 2 replicações.

TABELA 3: COMBINAÇÕES experimentais. (Para código das plantas ver Tabela 2)

COMBINAÇÃO	PLANTAS			
I	BAU	RHA	ELE	HYP
II	BAU	RHA	CHO	ORT
III	ELE	HYP	CHO	ORT

Por "replicação" entende-se ensaios separados temporalmente, com o mesmo indivíduo. A sequência de ensaios (COMBINAÇÃO I, II ou III, para cada indivíduo) foi sorteada. O sorteio dos ensaios teve, como restrição, o número mínimo de 2 replicações de cada COMBINAÇÃO.

Após o término de cada ensaio os gafanhotos foram mantidos em jejum, somente com fonte de água, por 24 a 36 horas, até o próximo ensaio. Os discos de folha consumidos nos ensaios, foram colados em folha plástica transparente autocolante (papel contact) para conservação e posterior medição da área consumida, feita por superposição a papel milimetrado. Foram descartados os ensaios em que os gafanhotos não se alimentaram.

Foi considerado que o gafanhoto apresentou preferência alimentar por determinada espécie quando a média de área

consumida desta planta foi maior que a média de consumo de qualquer outra planta. Dessa forma preferência alimentar foi estimada pela percentagem de área consumida de determinada planta em relação à área total consumida, das 4 plantas oferecidas no ensaio. Foi considerado que o gafanhoto apresentou **preferência consistente** quando a área consumida de determinada planta foi sempre maior que a das outras, em todas as replicações.

2.8. ANÁLISE DOS DADOS

Os efeitos de disponibilidade de recurso alimentar foram avaliados via efeito "época" (SECA versus CHUVA), já que houve grande diferença na disponibilidade alimentar (ver item 3.1). Os efeitos de heterogeneidade espacial das plantas foram avaliados via efeito de FAIXA amostral - FAIXA A versus FAIXA B, abrangendo 3 SETORES cada FAIXA (Figura 2) - para reunir replicações suficientes de ensaios e transetos.

Na COMBINAÇÃO I foram realizadas 3 replicações para cada indivíduo, nas COMBINAÇÕES II e III os gafanhotos foram submetidos a 2 replicações. Todos os ensaios da COMBINAÇÃO III foram realizados na CHUVA.

Foi realizada análise univariada de variância (COCHRAN & COX, 1950) destes dados, como forma exploratória de investigar o efeito de espécie de planta e interação do efeito de espécie de planta com o efeito de época. Na COMBINAÇÃO III o efeito de espécie de planta foi analisado por análise univariada de variância e as outras análises foram exploratórias. Para a separação das médias foi realizado teste a posteriori de comparação múltipla de

Duncan (COCHRAN & COX, 1950).

Para testar os efeitos de época e FAIXA, na abundância de plantas, foi realizada análise multivariada (MANOVA) da área foliar (mm^2), interseptada por transeto, das quatro plantas nas COMBINAÇÕES I e II (ANDERSON, 1958), utilizando-se a estatística de Wilks para estes testes. A mesma análise foi feita com as médias de área foliar consumida por indivíduo, nos ensaios com discos foliares, para testar efeito de épocas, FAIXA, sexo e tamanho do gafanhoto. Foram utilizadas as médias de área consumida por indivíduo em 3 replicações para a COMBINAÇÃO I e em 2 replicações na COMBINAÇÃO II, para reduzir a variância dos dados.

Os dados de dieta no campo, e comportamento individual, no laboratório, foram analisados por testes não-paramétricos (SIEGEL, 1981) e análise exploratória, por representação gráfica.

A variação individual foi avaliada por métodos exploratórios propostos neste trabalho, comparando-se a variação inter-individual com aquela intra-individual com a ajuda de representação gráfica, análogamente a testes estatísticos utilizados para os mesmos fins (REAL & RATHCKE, 1991). Dessa forma os resultados de área consumida de uma planta por determinado indivíduo foram unidos graficamente por barras verticais, representando a variação intra-individual, enquanto a variação inter-individual foi representada por barras horizontais, na mediana dos indivíduos mais extremos (ver item 3.9). Na medida em que foram observadas variações populacionais grandes (variação inter-individual) sem a sobreposição das variações intra-individuais foi considerado que houve variação inter-individual. Uma forma suplementar de análise gráfica da

variação e comportamento individuais foram representações dos valores de percentagem de área consumida em perfis de resposta, em função do tempo (= sequência de repetições; ver item 3.9).

As análises de variância foram planejadas e realizadas pela Profa. Adriana Barbosa dos Santos (Depto. Análise Numérica, IBILCE, UNESP, S.J.Rio Preto, SP), com o auxílio do programa SAS (1987). As análises não-paramétricas foram feitas com o auxílio do programa MICROSTAT (ECOSOFT, 1984). Utilizamos o nível de significância de 5% para todos os testes estatísticos.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. PLANTAS

No campo cada transeto interceptou tanto plantas pertencentes às 6 espécies que foram selecionadas para os ensaios com discos foliares como outras plantas, herbáceas ou arbustivas. Somando-se a área foliar de todas as plantas encontradas, $11.16\% \pm 9.86\%$ (média $\pm$ desvio padrão) foi de uma das 6 espécies de plantas selecionadas para os ensaios com discos foliares.

Houve um aumento acentuado na área foliar de todas as plantas na CHUVA (Tabela 4 e Figura 6), de tal forma que foi encontrada diferença significativa de abundância das plantas entre épocas nas duas COMBINAÇÕES, tanto com análise univariada como com análise multivariada. Sazonalidade na abundância de folhas correlacionada à precipitação é um fenômeno comum à grande parte de ha-

TABELA 4: Abundância de plantas no campo, medida como área foliar (dm²) média interceptada por transeto de 30 metros. (Erro padrão da média = EP [1]; tamanho amostral (número de transetos) = N.

.awoff

PARAMETRO	ESPECIE DE PLANTA						
	N	ELE	RHA	BAU	HYP	CHO	ORT
TOTAL	18	63 ± 30	62 ± 29	15 ± 6	8 ± 3	6 ± 5	4 ± 3
SECA	9	9 ± 2	18 ± 14	2 ± 1	1 ± 1	1 ± 1	1 ± 1
CHUVA	9	117 ± 56	106 ± 54	28 ± 11	14 ± 5	10 ± 9	7 ± 5
FAIXA A	6	45 ± 19	10 ± 5	11 ± 6	13 ± 7	0 ± 0	1 ± 1
FAIXA B	6	127 ± 88	142 ± 75	16 ± 15	1 ± 1	17 ± 14	1 ± 1

[1] ELLIOT (1979)

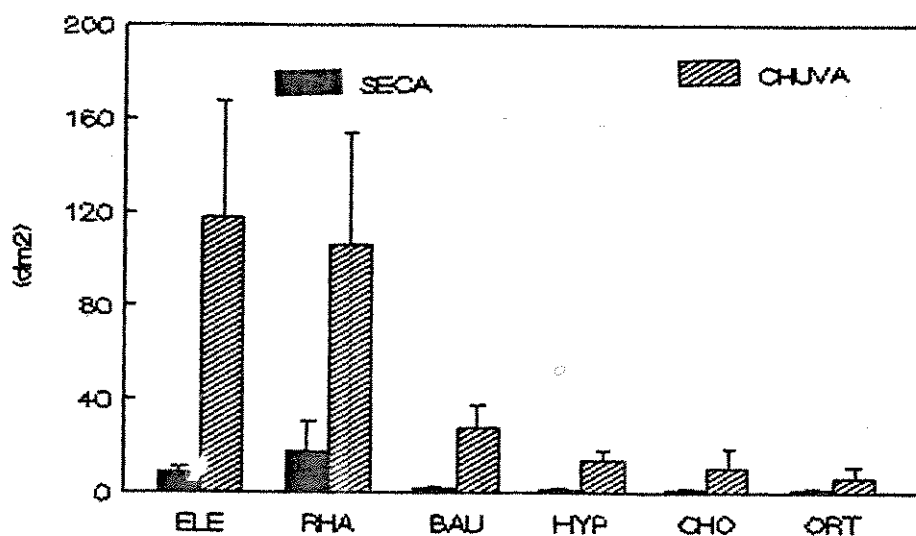


FIGURA 6: Abundância de plantas (dm²) na SECA e na CHUVA.

bitats tropicais (WINDSOR, 1978; COLEY, 1983; WOLDA & FLOWERS, 1985).

As condições ambientais na CHUVA foram igualmente favoráveis à produção de folhas em todas as espécies, já que não houve alteração significativa na abundância relativa das plantas em nenhuma das 2 COMBINAÇÕES, da SECA para a CHUVA: as diferenças das médias de abundância relativa de uma época para outra são menores que os erros padrão (Figuras 7 e 8).

Pôde-se distinguir dois grupos de planta quanto à abundância no campo: *E. mollis* e *R. elaeocarpum* foram mais comuns e as demais plantas utilizadas nos ensaios, *B. bongardii*, *H. suaveolens*, *Chomelia* sp e *O. angustifolius* foram mais raras (Figura 9 e Tabela 4).

Embora não tenha sido encontrada diferença significativa entre a abundância das plantas componentes da COMBINAÇÃO I no campo (ANOVA) houve diferença significativa quando analisamos a COMBINAÇÃO II, sendo que *R. elaeocarpum* foi significativamente mais abundante. Provavelmente o fato da COMBINAÇÃO I incluir 2 plantas abundantes (*E. mollis* e *R. elaeocarpum*) e 2 raras (*B. bongardii* e *H. suaveolens*) foi responsável pelo aumento na variância (e erro padrão) do resíduo, levando ao resultado não significativo da análise.

As plantas investigadas não apresentaram heterogeneidade significativa na sua distribuição espacial perpendicular à borda da mata, na escala investigada: as abundâncias das plantas em cada FAIXA (Tabela 4) não diferiram significativamente entre si (MANOVA), embora as plantas tenham sido, em média, mais abundantes na FAIXA B (Figura 10).

Os resultados de abundância foliar apresentaram

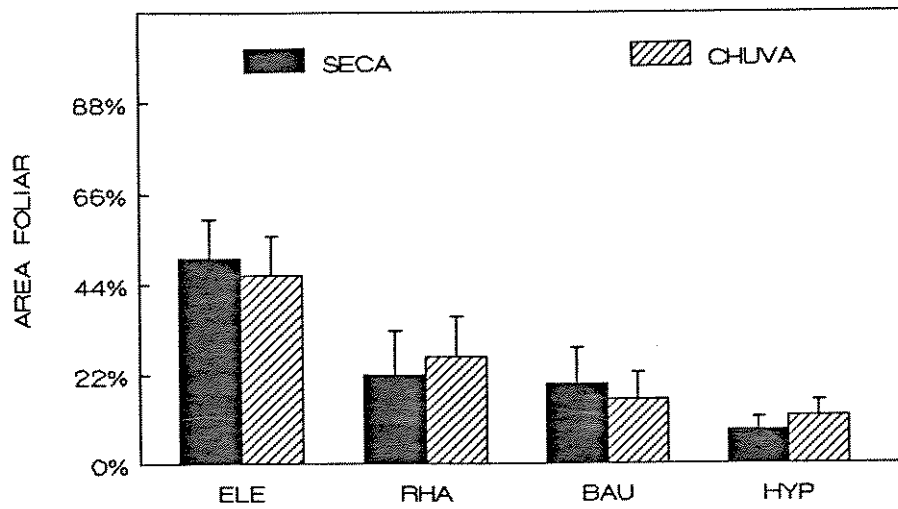


FIGURA 7: Abundância relativa (%) das plantas componentes da COMBINAÇÃO I, na SECA e na CHUVA.

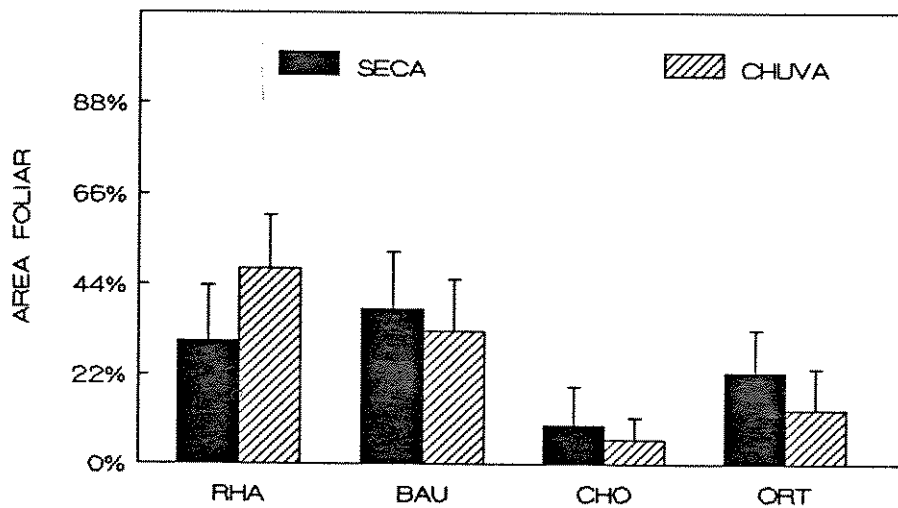


FIGURA 8: Abundância relativa (%) das plantas componentes da COMBINAÇÃO II, na SECA e na CHUVA..1m7

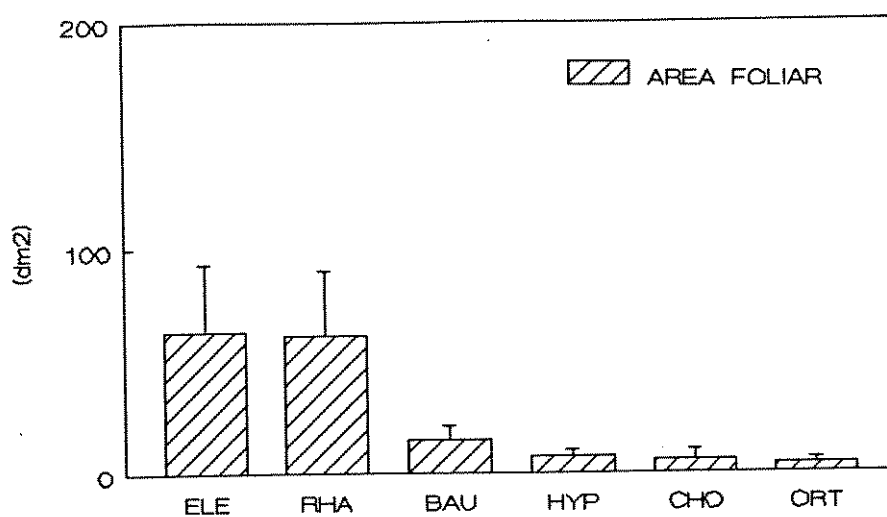


FIGURA 9: Abundância (dm² de folha) das plantas.

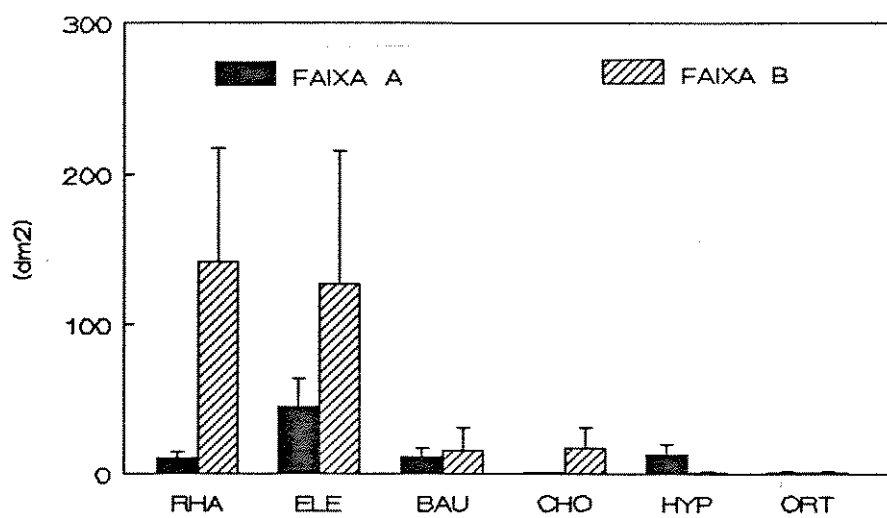


FIGURA 10: Abundância, em dm², de plantas na FAIXA A e na FAIXA B.

grande variância entre transetos (coeficientes de variação acima de 100%), o que pode ter mascarado diferenças entre FAIXAS; é possível entretanto, que a heterogeneidade espacial na distribuição das plantas se manifeste para os gafanhotos numa escala menor, e.g. manchas de $0,25m^2$ (MC LAIN, 1981), ou manchas de raio de 2m (KAREIVA, 1985).

Paralelamente à borda da mata foi observada uma aparente estratificação da vegetação, provavelmente provocada por ação do homem - desmatamento para confecção de pastagem - e em parte resultante de prováveis diferenças microclimáticas de umidade e solo - maior umidade junto à mata. O conjunto de plantas oferecidas nos ensaios com discos foliares, assim como as Graminae, foi mais abundante entre 10 e 20m afastados da borda da mata (PASTO-ABERTO: Figura 11).

E. mollis, *H. suaveolens* e *O. angustifolius* predominaram na região mais aberta, entre 10 e 20 metros de distância da mata (Figura 5: PASTO-ABERTO), enquanto *B. bongardii* e *R. elaeocarpum* foram mais abundantes na região que margeia a mata (PASTO-SOMBRA). Apenas *Chomelia* sp foi mais abundante no interior da mata (MATA).

3.2. GAFANHOTOS

Foram coletados 215 gafanhotos *A. dilecta* na área do estudo, entre agosto de 1989 e março de 1990. Não houve variação na densidade dos gafanhotos, entre épocas: 7,7 gafanhotos por hora

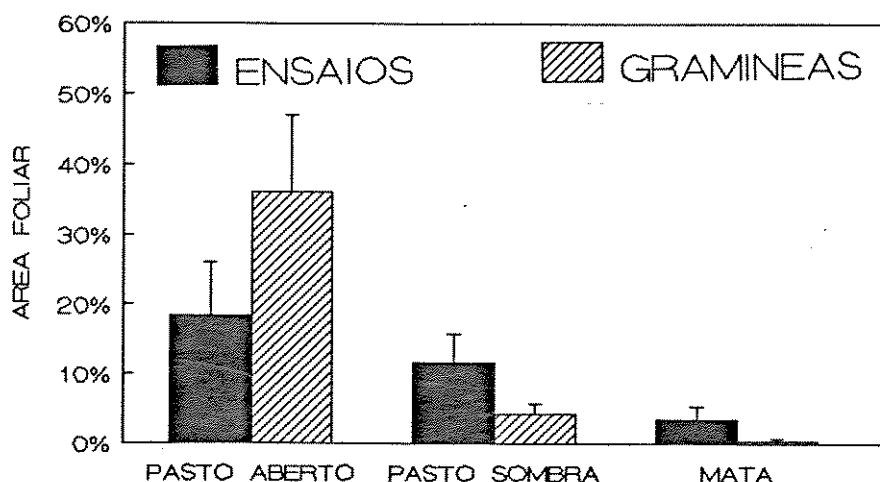


FIGURA 11: Abundância (%) de folhas utilizadas nos ensaios com discos foliares e de gramíneas em relação à área foliar total de todas as plantas encontradas na área de estudo.

de coleta na SECA e 7,3 gafanhotos por hora de coleta na CHUVA, tendo-se percorrido a mesma área total nas duas ocasiões. Também não houve diferença na densidade de gafanhotos entre FAIXAS (perpendicularmente à borda da mata) - os números de gafanhotos encontrados nas FAIXAS A e B não diferiram significativamente e também não houve diferença significativa no número de gafanhotos encontrados em cada FAIXA entre épocas (qui-quadrado).

Dessa forma a abundância das plantas no campo pôde ser utilizada como estimativa de disponibilidade individual de recursos (*sensu* LEWONTIN & LEVINS, 1989).

E possível que ocorra oscilação no tamanho da

população de *A. dilecta* ao longo do ano que não foi detectada porque o período compreendido pelo estudo teve valores de precipitação intermediários a anos especialmente secos ou especialmente úmidos (BARCHA, 1980) e este estudo não abrangeu a estação mais seca (maio a agosto), onde a abundância de folhas é mais reduzida que na SECA deste estudo. Em regiões tropicais populações de insetos oscilam fortemente (BIGGER, 1976), apresentando aumentos populacionais após o início das chuvas da estação úmida (BUSKIRK & BUSKIRK, 1976; WINDSOR, 1978; TANAKA & TANAKA, 1982; GRADWOHH & GREENBERG, 1985; SMYTHE, 1985; WOLDA, 1985). Não encontramos, entretanto, evidências neste sentido, para *A. dilecta*. Em julho de 1990, pico de estação seca (Figura 1), foram encontrados gafanhotos com o mesmo esforço que no decorrer deste estudo. É possível, portanto, que *A. dilecta* apresente populações com variabilidade de tamanho populacional reduzida.

Foram encontradas significativamente mais fêmeas do que machos de *A. dilecta*, numa proporção de 0,66 : 1, que se manteve entre épocas (qui-quadrado). A avaliação do comprimento do fêmur dos gafanhotos utilizados em ensaios mostrou que as fêmeas coletadas foram maiores do que os machos e nas 2 épocas ocorreram oviposições em laboratório.

Não foi encontrado relato anterior sobre a proporção sexual ou dimorfismo sexual de tamanho em *A. dilecta*. Gafanhotos de tamanho menor, que são preponderantemente machos, podem ter sido sub-amostrados, devido à maior dificuldade de localização visual ou mesmo ao desvio inerente a amostragem por varredura de vegetação (JANZEN, 1973). Colocação de gaiolas transportáveis (ONSAGER, 1977; EVANS et alii, 1983) ou outro método alternativo de

amostragem em que a probabilidade de coleta independa do tamanho do animal é uma forma de investigar esta questão.

Gafanhotos machos podem apresentar maior mortalidade no campo que fêmeas, relacionada ao seu tamanho. Em laboratório, os machos apresentaram maior mortalidade que fêmeas, especialmente quando ambos foram submetidos a jejum. O tamanho maior pode fornecer maior resistência a estresse alimentar ou climático, da mesma forma como foi proposto para algumas borboletas generalistas (WASSERMAN & MITTER, 1978).

O dimorfismo sexual de tamanho pode estar relacionado a correlação positiva entre tamanho e fecundidade, associada a protandria (FAIRBAIRN, 1990), fatores já observados separadamente em outros gafanhotos (ATKINSON & BEGON, 1987; WALL & BEGON, 1987; WANG et alii, 1990), assim como pode não estar relacionado a fatores seletivos proximais e sim à descendência (FAIRBAIRN, 1990).

Para verificar que fator(es) estão envolvidos na evolução e/ou manutenção da proporção e do dimorfismo sexual em *A. dilecta* é necessário realizar um estudo demográfico, a partir da oviposição, estudo do comportamento sexual e do desempenho reprodutivo destes gafanhotos.

3.3. DIETA NO CAMPO

Os gafanhotos esvaziam seus tubos digestivos em aproximadamente 24 horas, quando mantidos em jejum, pois não foram encontrados fragmentos fecais diferentes daqueles referentes à planta oferecida isoladamente a diversos gafanhotos no laboratório, após

jejum de 24 horas. Dessa forma avaliou-se que as fezes de *A. dilecta* evacuadas durante as 24 horas de jejum, posterior à coleta, correspondem à ingestão de alimento pelo gafanhoto no campo, durante um período equivalente, de 24 horas.

A. dilecta consumiu pelo menos 15 espécies de planta distintas no campo, pertencentes a pelo menos 9 famílias (Tabela 5): Compositae (59%), Labiateae (30%), Malvales (uma ou mais famílias: 26%), Gramineae (13%), Leguminosae: Faboideae (9%), Verbenaceae (3%), Aristolochiaceae, Rubiaceae e Melastomataceae (1%).

Os gafanhotos consumiram as plantas das diferentes espécies, no período precedente à coleta, com diferentes frequências (Tabela 5). Dentre as plantas oferecidas nos ensaios com discos foliares, apenas *E. mollis*, *H. suaveolens* e *Chomelia* sp foram consumidas no campo, sendo essa última por apenas um indivíduo.

E. mollis foi a planta mais consumida no campo (Tabela 5), tanto entre indivíduos que comeram uma única planta, como naqueles onde foram encontrados fragmentos de mais de uma planta em suas fezes (Figura 12). A segunda planta mais consumida foi *H. suaveolens*, não havendo diferença significativa de frequência de consumo entre estas duas plantas.

O terceiro grupo de plantas mais frequentemente consumidas (Malvales) não foi identificado, mas pode ser uma ou mais de uma de 4 espécies, que tem em comum, a ocorrência de tricomas estrelados no seu epitélio: *Helicteres ovata*, *Luehea paniculata*, *Waltheria indica* e *Wissadula* cf. *subpeltata*.

Graminae foi o quarto item mais consumido por *A. dilecta*, com frequência de consumo igual a 13%, o que contrasta com o

TABELA 5: Número de gafanhotos *A. dilecta* que apresentaram fragmentos das plantas em suas fezes e frequência de consumo.

Espécie de planta [1]	Número de indivíduos	Frequência de consumo (%)
<i>Elephantopus mollis</i> (Compositae)	31	45
<i>Hyptis suaveolens</i> (Labiatae)	21	30
Malvales	18	26
Gramineae	9	13
<i>Baccharis dracunculifolia</i> (Compositae)	6	9
<i>Desmodium</i> sp (Leguminosae)	6	9
<i>Vernonia ruficoma</i> (Compositae)	3	4
<i>Lantana camara</i> (Verbenaceae)	2	3
<i>Aristolochia esperanzae</i> (Aristolochiaceae)	1	1
<i>Vernonia ferruginea</i> (Compositae)	1	1
<i>Chomelia</i> sp (Rubiaceae)	1	1
<i>Miconia albicans</i> (Melastomataceae)	1	1
SP 9	1	1
SP 8	3	1
outras plantas	5	7

[1] Malvales: *Helicteres ovata*, *Luehea paniculata*, *Waltheria indica* e/ou *Wissadula* cf. *subpeltata*; SP 9 e SP 8 = não identificadas.

aspecto macroscópico das fezes de *A. dilecta*, granulosas, que caracterizam gafanhotos comedores de ervas dicotiledôneas (GANGWERE & RONDEROS, 1975). A análise macroscópica das fezes se mostrou insuficiente para determinar a dieta (dicotiledôneas *versus* gramíneas)

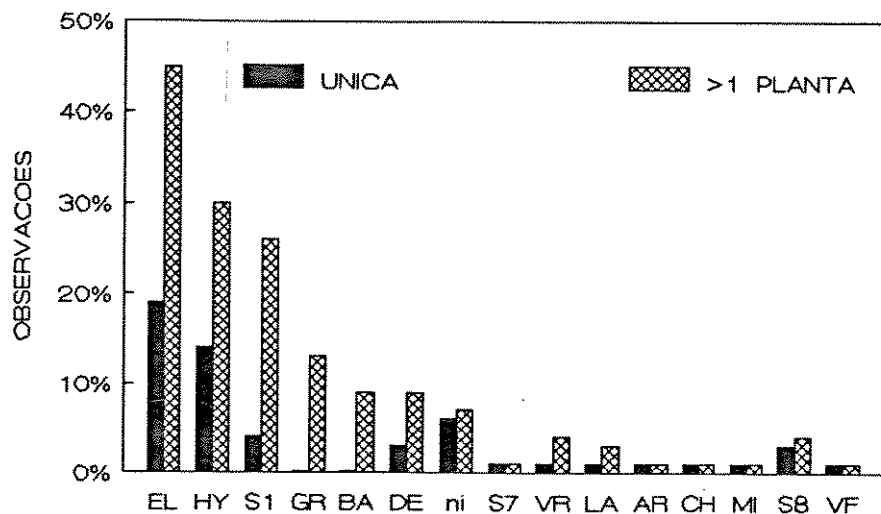


FIGURA 12: Frequência de observações de fragmentos fecais de *A. dilecta* com uma ou mais de uma espécie de planta por gafanhoto, em função da planta ingerida, em seqüência decrescente de frequência de consumo. MAL: Malvales; GRA: Graminae; BAC: *Bacharis dracunculifolia*; DES: *Desmodium* sp; OUT: fragmentos não identificáveis; SP7: espécie não identificada; VRU: *Vernonia ruficoma*; LAN: *Lantana* sp; ARI: *Aristolochia esperanzae*; MIC: *Miconia albicans*; SP8: espécie não identificada; VFE: *V. ferruginea*. (Demais códigos de plantas na Tabela 2)

dos gafanhotos, como haviam proposto GANGWERE e RONDEROS (1975), pois macroscopicamente as fezes de *A. dilecta* são do tipo de comedores exclusivamente de dicotiledôneas. Não foi possível, no exame fecal, a identificação das diferentes espécies de Graminae.

As 8 espécies de *Desmodium* encontradas na área (Tabela 1) não foram identificadas separadamente nos fragmentos fecais, o que significa que a sexta planta mais consumida, pode ser uma ou mais de uma espécie (Tabela 5).

Duas morfoespécies (SP 8 e SP 9) não foram identificadas com nenhuma das plantas de referência (Tabela 1) e um grupo de espécies identificáveis foi denominado "outras".

E. mollis, *H. suaveolens*, SP 1 e *Desmodium* sp foram mais frequentemente consumidas acompanhadas de outra(s) plantas (Figura 12); Graminae e *B. dracunculifolia* foram encontradas exclusivamente em dietas "mistas" (consumo de mais de uma planta: Figura 12).

As demais plantas identificadas nas fezes, tiveram frequência de consumo muito baixa (Tabela 5) e apareceram, na sua maioria, como planta única nas fezes, inclusive a espécie utilizada nos ensaios com discos foliares, *Chomelia* sp (Figura 12).

Foram encontrados fragmentos de artrópodos em fezes de um dos indivíduos, o que sugere a inclusão esporádica deste item na dieta dos gafanhotos, o que não é inédito para a família (GANGWERE, 1961).

Foram também encontradas hifas entre os fragmentos fecais, que devem ter se desenvolvido depois da defecação, embora existam gafanhotos que incluam fungos em sua dieta (MONK & SAMUELS, 1990). Alguns ácaros não danificados e um cupim foram encontrados em fezes e devem ser considerados consumidores de fragmentos fecais.

Apenas poucas espécies de planta, dentro de cada família, são aceitas e várias são rejeitadas por *A. dilecta*, da mesma forma como ocorre com *Rhachicreagra* spp (ROWELL, 1985a). Dentre as Leguminosae alguma(s) espécies de *Desmodium* foram ingeridas no campo enquanto outra(s) foram evitadas em laboratório; *B. bongardii*, não ingerida no campo apesar de ser comum (Tabela 1) é bem aceita em laboratório. Dentre as Rubiaceae apenas *Chomelia* sp foi ingerida no

campo enquanto *Alibertia* cf. *sessilis*, planta muito comum na área de estudo, apesar de aceita em laboratório não foi ingerida pelos gafanhotos no campo.

Dentre as Compositae, *A. dilecta* ingeriu no campo, *E. mollis* e com menor frequência *Baccharis dracunculifolia* e *Vernonia ferruginea*, e não consumiu *O. angustifolius*, da mesma tribo (Vernonieae) da planta mais frequentemente ingerida, apesar de ter se alimentado em abundância desta planta em laboratório. *Vernonia brasiliensis* (Compositae: Vernonieae) não foi consumida no campo, mesmo sendo muito comum, nem foi aceita em laboratório, enquanto que *V. ferruginea*, ingerida no campo, foi evitada em laboratório.

Na área aqui estudada *O. angustifolius* (Compositae: Vernonieae) não foi consumida no campo, mas o foi em laboratório. Dessa forma o estudo sugerido acima deve incluir oferta das plantas em condições experimentais.

Enquanto *Rhachicreagra brachisphagica* aceitou, em laboratório, *Hyptis capitata*, planta abundante no seu habitat mas não ingerida no campo, e *Borreria* sp (Labiatae) foi aceita, em laboratório, por *R. drymochemensis* e rejeitada por *R. khayachrosa*, sendo abundante no habitat dos dois gafanhotos (ROWELL, 1985a). *A. dilecta* preferiu *H. suaveolens* no campo, planta que também é da família das Labiateae.

Estes fatos sugerem que a associação (alimentar ou espacial) de *A. dilecta* com plantas dos grupos citados pode ser antiga e remontar a espécies primitivas, anteriores a *Abracris* e *Rhachicreagra*.

A associação dos gafanhotos *A. dilecta* e

Rachicreagra spp com plantas de famílias diversas e não aparentadas, se assemelha aos resultados obtidos com insetos generalistas de floresta decídua temperada (FUTUYMA & GOULD, 1979).

As plantas mais freqüentemente consumidas pelos gafanhotos no campo, *E. mollis* (45%), *H. suaveolens* (30%) e Malvales (26%) apresentam pilosidade nas folhas, o que pode ser resultante de uma correlação negativa entre pelos e defesa eficiente contra herbivoria, como foi verificado em outros estudos (DIRZO, 1980; COLEY, 1983), embora o oposto também tenha sido encontrado (WOODMAN & FERNANDES, 1991).

3.3.1. AMPLITUDE DE DIETA NO CAMPO

A. dilecta apresentou dieta mista, na medida em que, apesar de predominarem dicotiledôneas na sua alimentação, graminéas foram consumidas por 13% dos gafanhotos analisados, enquanto outros gafanhotos do mesmo gênero (*A. flavolineata*: MARQUIS & BRAKER, 1987) e mesma tribo (*Osmilia violaceae*: GANGWERE & RONDEROS, 1975) foram descritos como não-graminívoros pelos autores citados.

Foram encontrados fragmentos fecais de 15 morfoespécies ou grupos distintos de planta, compreendendo entre 14 e 21 espécies vegetais distintas, em pelo menos 9 famílias de plantas (Tabela 5). Das 54 espécies de planta da coleção de referência, presentes na área de coleta (Tabela 1), 36 não foram encontradas nas fezes dos gafanhotos analisados, embora destas, 27 plantas fossem

comuns na área de coleta (Tabela 1).

A amplitude da dieta da população de *A. dilecta*, estimada pelo número de espécies vegetais ingeridas pelo conjunto de gafanhotos analisados, foi maior que a média de número de espécies de planta consumidas por 31 espécies de gafanhoto de região árida de campo de gramíneas no continente norte-americano, estudados por JOERN (1979). Dentre os gafanhotos da região árida, entretanto, houve espécies de gafanhoto mais generalistas que *A. dilecta*. Uma das espécies norte-americanas chegou a consumir 23 espécies de planta. Os índices de amplitude de nicho (B) e diversidade de dieta (H') obtidos para os gafanhotos norte-americanos variam de 0 a 2,68 e de 1 a 14,64, respectivamente. Calculados para *A. dilecta*, os índices encontrados (B = 2,06 e H' = 7,83) tem valores intermediários aos de gafanhotos de região árida. Os gafanhotos estudados por JOERN (1979) são de subfamílias distintas da aqui estudada, caracterizadas por dietas mais amplas, incluindo grupos graminívoros e grupos de dieta mista (LE GALL, 1990).

O índice de amplitude de dieta, B, conforme FUTUYMA e GOULD (1979), foi de 0,78, enquadrando-se entre as espécies mais generalistas quando comparadas às encontradas por estes autores. Apesar disso espécies "emigrantes" (*sensu* LIMA, 1939) de gafanhotos não graminívoros tem a capacidade de ingerir um número bem maior de espécies e famílias vegetais que *A. dilecta* (BERNAYS & CHAPMAN, 1978). Enquanto *A. dilecta* ingeriu, somando dieta no campo a plantas aceitas em laboratório, 24 espécies, compreendendo 14 famílias, *Schistocerca obscura* se alimentou, em laboratório, de 82 espécies de planta, *S. emarginata* ingeriu 93 espécies, de 49 famílias distintas, e *S. gregaria* ingeriu 160 espécies de 53 famílias vegetais (BERNAYS &

CHAPMAN, 1978). Apesar destes estudos mencionados terem metodologias e objetivos distintos deste trabalho eles indicam um contraste muito grande entre gafanhotos "emigrantes", frequentemente pragas, e *A. dilecta*, "residente".

A amplitude da dieta populacional de *A. dilecta* é muito próxima daquela mencionada para os gafanhotos co-genéricos *A. flavolineata* (MARQUIS & BRAKER, 1987), embora não haja dados quanto ao número de espécies de planta ingeridas pela última espécie (Tabela 6). O número de espécies ou grupos de espécies de plantas e o número de famílias vegetais ingeridas por gafanhotos *Abracris* spp é significativamente maior (Tabela 7) que a amplitude de dieta de gafanhotos da mesma sub-família, *Rachicreagra* spp, tribo Abracrini, em clareiras de floresta tropical úmida (ROWELL, 1985a), e *Leptomerinthoprora brevipennis*, Ommatolampini, em clareiras de floresta tropical primária e secundária (MARQUIS & BRAKER, 1987), da Costa Rica, embora os dados da Costa Rica se baseiem em amostras bem menores, o que pode ter subestimado o número de plantas ingeridas. Esta maior amplitude de dieta parece ser característica do gênero.

É difícil saber se a grande amplitude de dieta é origem ou consequência da distribuição geográfica mais extensa que a de *Rachicreagra* spp, que são restritos à América Central, mas o fato é que distribuição geográfica ampla, asas desenvolvidas e dieta mais ampla são características que estão associadas em *A. dilecta*, assim como no gafanhoto con-genérico *A. flavolineata* (ROBERTS & CARBONELL, 1981).

Cada gafanhoto ingeriu entre 1 e 4 espécies distintas de planta no campo (Figura 12), no período anterior à

TABELA 6: Número de espécies e de famílias de plantas ingeridas por gafanhotos neotropicais da sub-família Ommatolampinae, a partir de dados da literatura [1] e número de indivíduos analisados em cada caso.

Espécie de gafanhoto	Plantas ingeridas		Número de indivíduos
	Número de espécies	Número de famílias	
<i>Abracris flavolineata</i>	≥10	≥10	?
<i>A. dilecta</i>	≥15	≥9	69
<i>Ateliacris annulicornis</i>	1	1	?
<i>Microtylopteryx herbardi</i>	≥5	3	?
<i>M. fusiformis</i>	2	2	?
<i>M. tasmansae</i>	≥4	3	?
<i>Leptomerinthopropra brevipennis</i>	≥9	6	?
<i>Rhachicreagra anchidiphalara</i>	9	7	39
<i>R. astytrophallus</i>	9	5	16
<i>R. brachysphagicerca</i>	7	5	17
<i>R. drymochemensis</i>	4	4	30
<i>R. gracilis</i>	2	2	11
<i>R. khayachrosa</i>	≥8	1	26
<i>R. meianota</i>	5	4	15
<i>R. nothra</i>	9	6	46
<i>R. orbsidian</i>	4	3	16
<i>Rhachicreagra</i> sp 215	5	4	30
<i>Rhachicreagra</i> sp 243	3	2	12

[1] ROWELL (1978, 1983, 1985a)

TABELA 7: Número médio e desvio padrão de espécies e famílias de plantas ingeridas por gafanhotos neotropicais *Abracris* spp em relação a outras espécies da mesma sub-família (Ommatolampinae), *Ateliacris annulicornis*, *Microtylopteryx* spp, *Leptomerithoprora brevipennis* e *Rhachicreagra* spp e resultado de teste t para a hipótese nula de que não há diferença no número de espécies e para a hipótese nula de que não há diferença no número de famílias ingeridas pelos dois grupos.

NÚMERO DE ESPECIES INGERIDAS

	MEDIA $\pm$ DP	N	T	g.l.	P
<i>Abracris</i> spp	12,0 $\pm$ 2,8	2	-3,1595	16	0,0030 **
Outras espécies	5,3 $\pm$ 2,8	16			

NÚMERO DE FAMÍLIAS INGERIDAS

	MEDIA $\pm$ DP	N	T	g.l.	P
<i>Abracris</i> spp	9,5 $\pm$ 0,7	2	-4,3868	16	0,00023 ***
Outra espécies	3,7 $\pm$ 1,8	16			

coleta (amplitude de dieta individual), com média igual a 1,6 plantas . O número de gafanhotos que apresentaram fragmentos fecais de uma, duas ou mais de duas espécies de planta não diferiu significativamente de uma distribuição hipotética em que o número de indivíduos que teriam consumido uma, duas ou mais plantas seria

aleatório, em torno do número médio de espécies de planta consumidas por gafanhoto observado (Tabela 8).

A amplitude individual de dieta não foi significativamente diferente entre os gafanhotos que ingeriram *E. mollis*, *H. suaveolens*, Malvales ou demais plantas (Tabela 9).

Como não houve diferença na amplitude de dieta individual em relação às espécies ingeridas (Figura 12), e como a distribuição de frequências de amplitude de dieta individual não diferiu de distribuição aleatória o(s) fatores que determinam a ingestão de uma, duas ou mais de duas espécies de planta por um indivíduo não parecem estar relacionados com características da planta.

Sugerimos duas hipóteses para esses resultados: a primeira é de que o número de plantas ingeridas em um período alimentar é determinado por características intrínsecas dos gafanhotos e a segunda é de que os gafanhotos apresentam comportamento de abandono da planta que estavam consumindo devido a fatores extrínsecos, como a aproximação de um predador ou uma lufada de vento. Este abandono ocorreria a intervalos irregulares, numa frequência igual entre diferentes espécies de planta, já que o que determina esta frequência é independente da planta.

3.3.2. PREFERÊNCIA ALIMENTAR NO CAMPO

A frequência de consumo de *E. mollis* "versus" *H. suaveolens* foi oposta à abundância relativa destas plantas no campo

TABELA 8: Número de gafanhotos *A. dilecta* que apresentaram fragmentos fecais de uma, duas, ou mais do que duas espécies de planta, após sua coleta, frequência esperada por distribuição aleatória (Poisson) [1] e resultado de teste qui-quadrado para a hipótese nula de que o número de plantas ingeridas por indivíduo é casual, com média igual àquela observada no campo, de 1,5797 espécies por gafanhoto. Foi considerado que cada gafanhoto teria de consumir, ao menos, uma planta durante o período prévio à coleta.

Número de plantas ingeridas	Número de indivíduos	Frequência esperada [2]
1	41	28
2	17	22
>2	11	19

Qui-quadrado = 5,224; g.l.: 2; P = 0,073 NS
NS: Não significativo

[1] ELLIOT (1979)

[2] Distribuição de Poisson, F (0) foi distribuída entre as demais classes, na proporção de F (X)

(Tabela 10), ou seja, os gafanhotos apresentaram preferência alimentar por *H. suaveolens* em relação à *E. mollis* no campo. Da mesma forma várias plantas pouco comuns na área de estudo foram consumidas pelos gafanhotos no campo enquanto muitas espécies de planta comuns na área não foram consumidas. Isto significa que os gafanhotos apresentaram preferência alimentar por determinadas determinadas espécies de planta no campo.

TABELA 9: Número de observações de fragmentos fecais das plantas enumeradas em gafanhotos *A. dilecta* que apresentaram fragmentos fecais de uma, duas, ou mais do que duas espécies de planta, e resultado de teste qui-quadrado para a hipótese nula de que não há diferença na frequência de consumo de uma, duas ou mais que duas espécies de planta entre gafanhotos que ingeriram uma das quatro plantas, ou grupo de plantas, enumeradas.

Espécie de planta ingerida	Número de plantas ingeridas		

	1	2	>2
-----	-----	-----	-----
<i>Elephantopus mollis</i>	13	8	10
<i>Hyptis suaveolens</i>	10	6	5
Malvales	3	8	7
demais plantas	15	12	12
-----	-----	-----	-----

Qui-quadrado = 4,89 g.l: 6; P = 0,56 NS
NS: Não significativo

3.4. ALIMENTAÇÃO NO LABORATORIO

Ensaio alimentares em laboratório devem ser analisados com alguma cautela. Ordenação de preferência obtida a partir de ensaios binários é muito comum (ROWELL et alii, 1983; ROWELL-RAHIER, 1984; ROWELL, 1985b; BEGOSSI & BENSON, 1988), mas os resultados variam com a sequência dos ensaios (MAY, 1983), com a planta de referência (RICHARDSON & WHITTAKER, 1982) e podem ser ambíguos, caso as preferências não sejam transitivas. Ensaio de

TABELA 10: Consumo relativo de *E. mollis* e *H. suaveolens* por gafanhotos *A. dilecta* e abundância relativa destas plantas no no campo (média $\pm$ erro padrão da média).

	<i>E. mollis</i>	<i>H. suaveolens</i>
Consumo	60%	40%
Abundância	89% $\pm$ 42%	11% $\pm$ 4%

oferta múltipla são mais próximos das condições encontradas pelos animais no campo, na medida em que ali eles se defrontam com várias espécies vegetais num mesmo período.

O recorte de discos de folhas pode, também, modificar os resultados de ensaios (LEWIS & VAN EMDEN, 1986), em comparação com folhas inteiras ou plantas intactas (CARROLL & HOFFMAN, 1980; RAINA *et alii*, 1980; RISCH, 1985; MARQUIS & BRAKER, 1987; ZANGERL, 1990). Mesmo o tamanho do disco oferecido pode alterar os resultados de preferência (JONES & COLEMAN, 1988). Estas alterações, quando existem, podem se dar por modificações químicas na folha, induzidas pelo corte (CARROLL & HOFFMAN, 1980; EDWARDS & WRATTEN, 1987), embora tais modificações possam ser irrelevantes para a população de herbívoros (FOWLER & LAWTON, 1985). Para controlar este tipo de alteração no comportamento alimentar dos insetos a preferência de laboratório foi comparada com a do campo. Foi observada influência de manipulação experimental de discos foliares no valor da preferência por *H. suaveolens* (segundo ensaio da COMBINAÇÃO I, na SECA, ver discussão sobre variação individual), mas não houve alteração na ordem de preferências, em comparação com as outras replicações. Como não houve

divergência entre as preferências de laboratório e campo não parecem ter ocorrido alterações nos discos foliares a ponto de alterar a ordem de preferência alimentar de *A. dilecta*.

Foi demonstrado que gafanhotos alteram sua preferência conforme seu estado hídrico (BERNAYS *et alii*, 1976; LE GALL, 1989), e preferem plantas murchas ou danificadas (LEWIS, 1982 e 1984; LEWIS & BERNAYS, 1985; BERNAYS & LEWIS, 1986). Este fator foi controlado neste estudo pelo oferecimento de água independentemente das plantas e pelo fato de todas as espécies vegetais terem sofrido o mesmo procedimento experimental.

Nos ensaios com discos foliares, quando confinados com 4 discos foliares de 4 espécies de planta durante 24 horas, os gafanhotos apresentaram a mesma amplitude de dieta individual que no campo. Isto indica que os gafanhotos não reduziram sua seletividade com a oferta prolongada de folhas, em confinamento, apesar de serem capazes de se alimentar de plantas normalmente não consumidas quando não tem escolha (= plasticidade) e de aumentarem a amplitude da dieta individual em períodos prolongados de confinamento.

3.4.1. AMPLITUDE DE DIETA NO LABORATÓRIO

Submetidos a discos foliares de 4 espécies de planta por 24h os gafanhotos apresentaram amplitude individual de dieta semelhante àquela do campo (Tabela 11).

Nos ensaios de aceitação, quando submetidos a períodos prolongados de confinamento, de 3 dias a 2 semanas, com diversas plantas à disposição (mais de 5 espécies, simultaneamente),

TABELA 11: Comparação entre o número de gafanhotos *A. dilecta* que ingeriram uma, duas, ou mais que duas espécies de planta no laboratório e no campo, reunindo as três combinações experimentais, e resultado de teste qui-quadrado para a hipótese de que não houve diferença entre as distribuições de frequência de campo e laboratório.

Número de plantas	CAMPO	LABORATORIO
1	41	40
2	17	20
>2	11	11

Qui-quadrado = 0,227; g.l. = 2; P = 0,89 NS

NS: Não significativo

os gafanhotos apresentaram maiores valores de frequência de aceitação que aqueles encontrados no campo (Tabela 12), ou seja, maior número de indivíduos aceitaram plantas do que nas observações provenientes de alimentação no campo. Durante os períodos de oferta múltipla, cada gafanhoto consumiu, dentre o espectro de espécies incluídas em sua dieta (aceitas), todas ou grande parte das plantas aceitas, realizando uma amplitude de dieta individual mais ampla que aquela correspondente a um período diário de alimentação no campo, e apresentando variação muito pequena de dieta entre indivíduos. De 28 espécies de planta oferecidas 10 foram consumidas mais frequentemente que a maior frequência de consumo observada no campo, de 45% para *E. mollis*. As demais plantas efetivamente "comidas" (aceitas) em laboratório foram ingeridas por mais de 27% dos gafanhotos (Tabela 12).

Isto parece ser fruto do desenho experimental:

TABELA 12: Número de gafanhotos *A. dilecta* submetidos (NS), número de gafanhotos que "comeram" (NC), frequência de aceitação (FA = NC/NS) e de desgustação e rejeição, entre parênteses, de folhas apresentadas em períodos prolongados de oferta múltipla abrangendo um total de 51 indivíduos e 28 espécies de planta.

Espécie de planta [1]	NS	NC	FA (%)
<i>Elephantopus mollis</i> (Comp.)	11	8	73
<i>Lantana camara</i> (Verbenac.)	11	8	73
<i>Hyptis suaveolens</i> (Labiata.)	43	31	72
<i>Bauhinia bongardii</i> (Legum.)	42	24	57
<i>Nectandra rigida</i> (Lauraceae)	11	6	55
<i>Siparuna guianensis</i> (Monimiaceae)	11	6	55
<i>Baccharis dracunculifolia</i> (Comp.)	42	21	50
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> (Rhamna.)	28	14	50
<i>Serjania communis</i> (Sapindaceae)	42	20	48
<i>Aristolochia esperanzae</i> (Arist.)	17	8	47
<i>Luehea</i> sp (Tiliaceae) [1]	14	6	43
<i>Alibertia</i> cf. <i>sessilis</i> (Rubiaceae)	14	6	43
<i>Waltheria indica</i> (Stercu.) [1]	6	2	33
<i>Guarea guidonia</i> (Meliaceae)	11	3	27
<i>Byrsonima intermedia</i> (Malpigh.)	14	(8)	0
Gramineae	17	(7)	0
<i>Casearia sylvestris</i> (Flacourt.)	11	(7)	0
<i>Vernonia ferruginea</i> (Comp.)	28	(6)	0
<i>Frederichia speciosa</i> (Bignoniaceae)	6	(4)	0
<i>Pterocaulon lanatum</i> (Comp.)	17	(3)	0
<i>Xylopia aromatica</i> (Annonaceae)	17	(3)	0

TABELA 12: folha 2

Espécie de planta [1]	NS	NC	FA (%)
<i>Vernonia brasiliana</i> (Comp.)	17	(3)	0
<i>Desmodium</i> sp (Legum.)	11	(3)	0
<i>Eupatorium squalidum</i> (Comp.)	15	(2)	0
<i>Maytenus</i> sp (Celastraceae)	14	(1)	0
<i>Chaptalia integerrima</i> (Comp.)	17	(1)	0
<i>Smilax</i> sp (Liliaceae)	11	(1)	0
<i>Erythrochylon</i> cf. <i>cuneifolium</i> (Erythroxylaceae)	11	0	0

[1] Plantas assinaladas são da ordem Malvales e apresentam fragmentos fecais indistintos.

durante períodos prolongados de confinamento houve acúmulo de frequências de consumo diárias, gerando maiores frequências de aceitação globais. É possível que, caso acompanhassemos a dieta individual dos gafanhotos no campo por períodos prolongados, as amplitudes de dieta individual se alargariam e as frequências de consumo no campo aumentariam. Isto significaria que a amplitude de dieta de cada gafanhoto individualmente é igual à amplitude da dieta populacional. Caso esta hipótese esteja correta o comportamento alimentar individual de *A. dilecta* diverge de gafanhotos *Doclostaurus maroccanus* (BEN HALIMA et alii, 1985), onde o número de espécies vegetais consumidas por cada indivíduo parece ter sido menor que o espectro de consumo da população.

A despeito das plantas oferecidas e aceitas em laboratório ocorrerem também no campo, grande parte delas (7 de 14) não foi encontrada nas fezes dos gafanhotos (Tabela 5) a despeito de serem comuns na área (Tabela 1). Por um lado isto demonstra uma amplitude potencial de dieta maior que aquela realizada no campo. *A. dilecta* tem a capacidade de se alimentar de um espectro muito mais amplo de plantas que aquelas ingeridas no campo. Quando gafanhotos foram mantidos com apenas uma planta, por períodos de um a dois dias, para o recolhimento de suas fezes, (Tabela 1), foram raros os casos em que ocorreu rejeição da planta oferecida. Inclusive plantas rejeitadas nos períodos prolongados de oferta múltipla foram ingeridas quando oferecidas isoladamente. Apenas uma planta - *Frederichia speciosa* (Bignoniaceae) - não foi consumida por nenhum de 3 gafanhotos submetidos a ela isoladamente, por período prolongado. Essa mesma espécie foi também rejeitada nos ensaios de aceitação. Amplitude de aceitação de itens alimentares maior em laboratório que no campo ocorre em outros insetos fitófagos (STRONG et alii, 1984), e, em especial em gafanhotos (BERNAYS & CHAPMAN, 1977; CHAPMAN, 1988) e pode constituir uma plasticidade fenotípica de grande valor adaptativo. JAENIKE (1990) propõem que dentro de populações de insetos oligófagos ou polífagos a variação entre indivíduos na aceitação de plantas hospedeiras é resultado, em grande parte, de plasticidade comportamental, conseqüente de variação em aprendizagem, condição fisiológica e idade.

Por outro lado, dentre as 7 plantas consumidas em laboratório porém não ingeridas no campo 6 tem hábito adulto arbóreo e a sétima, *Serjania communis*, é trepadeira (cipó) e se encontra sobre árvores. Nenhuma delas é herbácea. *A. dilecta* parece estar mais

fortemente associada à plantas de área aberta, não-arbóreas. As plantas encontradas nas fezes são herbáceas, sub-arbustivas ou trepadeiras, invasoras ou pioneiras, com excessão de *Chomelia* sp, e, talvez, Malvales, que pode ou não ser arbórea (Tabela 5).

Nos ensaios de aceitação as 3 plantas mais frequentemente aceitas são herbáceas ou sub-arbustivas de área aberta. 6 das 7 plantas aceitas em laboratório e não consumidas no campo são espécies arbóreas. Frente a estas observações sugerimos que folhas de plantas arbóreas não são consumidas no campo por se encontrarem a alturas do solo superiores àquelas nas quais *A. dilecta* se alimenta. É possível que *A. dilecta* não frequente ramos altos para alimentar-se, a despeito do fato de serem acessíveis. Em várias ocasiões foram observados gafanhotos *A. dilecta* pousados em ramos a mais de um metro do solo, mas, em todas as ocasiões, isto ocorreu em comportamento de fuga. Acridoidea, de uma forma geral, se alimentam de plantas herbáceas (BERNAYS & CHAPMAN, 1977).

A associação de *A. dilecta* com plantas herbáceas pode ser devida à adaptação a plantas disponíveis no seu habitat, a "hipótese da adaptação" de RATHCKE (1985), prevalecendo, desta forma, a escolha de habitat na determinação da dieta do animal. Tal prevalência já foi observada em outros gafanhotos (ROWELL et alii, 1983).

Outra hipótese que pode ser levantada é de que as plantas herbáceas apresentam, de uma forma geral, menos defesas eficientes contra herbivoria que plantas arbóreas. Em floresta tropical plantas colonizadoras de clareiras (pioneiras) sofrem maior herbivoria e tem folhas menos duras, com menor concentração de fibras e fenóis e maiores quantidades de nitrogênio e água. São também de

vida mais curta e crescimento mais acelerado que espécies persistentes, que por sua vez são mais tolerantes à menor intensidade de luz presente no interior de mata e menos sujeitas a herbivoria (COLEY, 1983).

Arbustos apresentam raízes mais superficiais e de maior área do que plântulas de espécies arbóreas, o que pode permitir maior absorção de nutrientes pela planta (BECKER & CASTILLO, 1990), facilitando o crescimento acelerado, que poderia levar a um menor investimento em defesas (COLEY, 1983).

Foi observada relação negativa entre dureza foliar e preferência alimentar de gafanhotos graminívoros em campo temperado (LANDA & RABINOWITZ, 1983) e também que a aceitação de herbáceas perenes de floresta temperada, por lesmas polípagas foi maior que a aceitação de herbáceas persistentes (RATHCKE, 1985).

Há indicações de que espécies de planta mais imprevisíveis, ou raras, são mais frequentemente utilizadas por polípagos (FUTUYMA, 1976; LAWTON & STRONG, 1981), enquanto COLEY (1983) propõem que plantas pioneiras, que sofrem maior herbivoria, seriam consumidas predominantemente por especialistas enquanto as plantas persistentes seriam alvo de generalistas. *A. dilecta* se aproxima mais do padrão encontrado por FUTUYMA (1976) em região temperada, onde há insetos polípagos mais associados a plantas herbáceas, pioneiras, que o autor propõem serem mais imprevisíveis que as plantas arbóreas.

Sem dúvida no ambiente de origem dessa espécie, em florestas tropicais da América Central, herbáceas são mais imprevisíveis que arbóreas (AMEDEGNATO & DESCAMPS, 1980, 1981, 1982). Em locais mais perturbados a frequência de aparecimento de campos abertos, sujeitos ao crescimento desta vegetação, é maior, mas mesmo as-

sim, as condições da área onde encontramos *A. dilecta* são bastante específicas: o pasto é mais úmido junto à borda da mata, que por sua vez é mais úmida que outras porções, extremamente raras, de mata na região. Outra área em que encontramos *A. dilecta*, na região, também apresenta mata relativamente úmida (em termos da região) e, mesmo assim, a densidade de gafanhotos foi bem menor.

A divergência dos padrões encontrados por COLEY (1983) podem estar relacionados não só a diferenças ecológicas associadas à localização geográfica, mas também a diferença de enfoque, a partir das plantas ou dos animais. É possível que uma mesma situação gere resultados aparentemente opostos conforme o ponto de vista, devido às diferenças entre o impacto dos fitófagos sobre as plantas e a ecologia dos insetos em si.

Quando submetidos a discos foliares de 4 espécies preferidas (COMBINAÇÃO III) os gafanhotos foram significativamente menos seletivos, ou seja, se alimentaram de um maior número de espécies, em comparação com as outras duas COMBINAÇÕES, que incluíram 2 espécies muito consumidas e 2 evitadas (Tabela 13).

3.4.2. PREFERENCIA ALIMENTAR NO LABORATORIO

Embora tenham ocorrido discrepâncias nas frequências de consumo das plantas no campo versus frequência de aceitação em laboratório nos ensaios de aceitação (Figura 13), a ordenação destas plantas na dieta dos gafanhotos, em laboratório, foi coerente com a ordenação apresentada no campo. As plantas mais consumidas no campo foram as mais frequentemente ingeridas nos .aw

TABELA 13: Número de gafanhotos *A. dilecta* que ingeriram até duas ou mais de duas plantas durante os ensaios com discos foliares, comparando-se as três COMBINAÇÕES experimentais, e resultados de teste qui-quadrado da hipótese de que não houve diferença na distribuição de frequências entre COMBINAÇÕES. Foram desprezadas áreas consumidas menores ² que 10 mm .

Número de plantas	COMBINAÇÃO		
	I	II	III
1 ou 2	25	17	6
3 ou 4	8	8	13

Qui-quadrado = 10,529; g.l. = 2; P = 0,0052 **
 ** Significativo a 1%

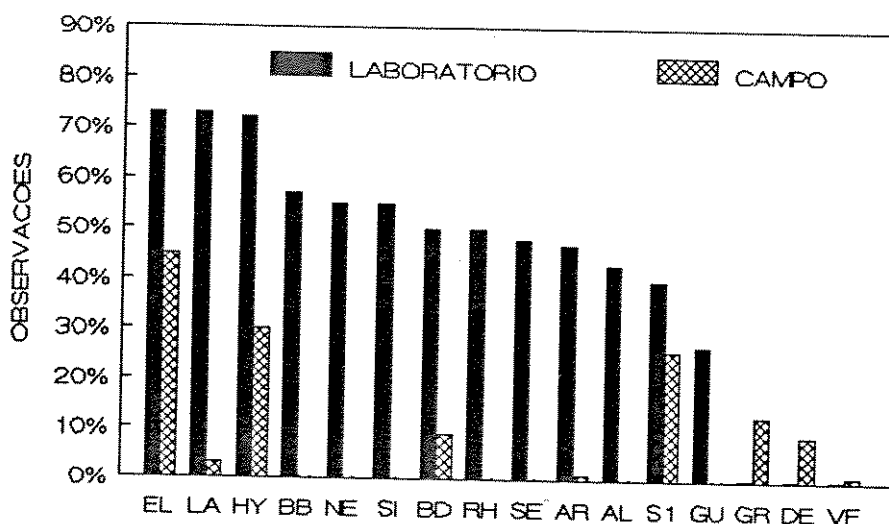


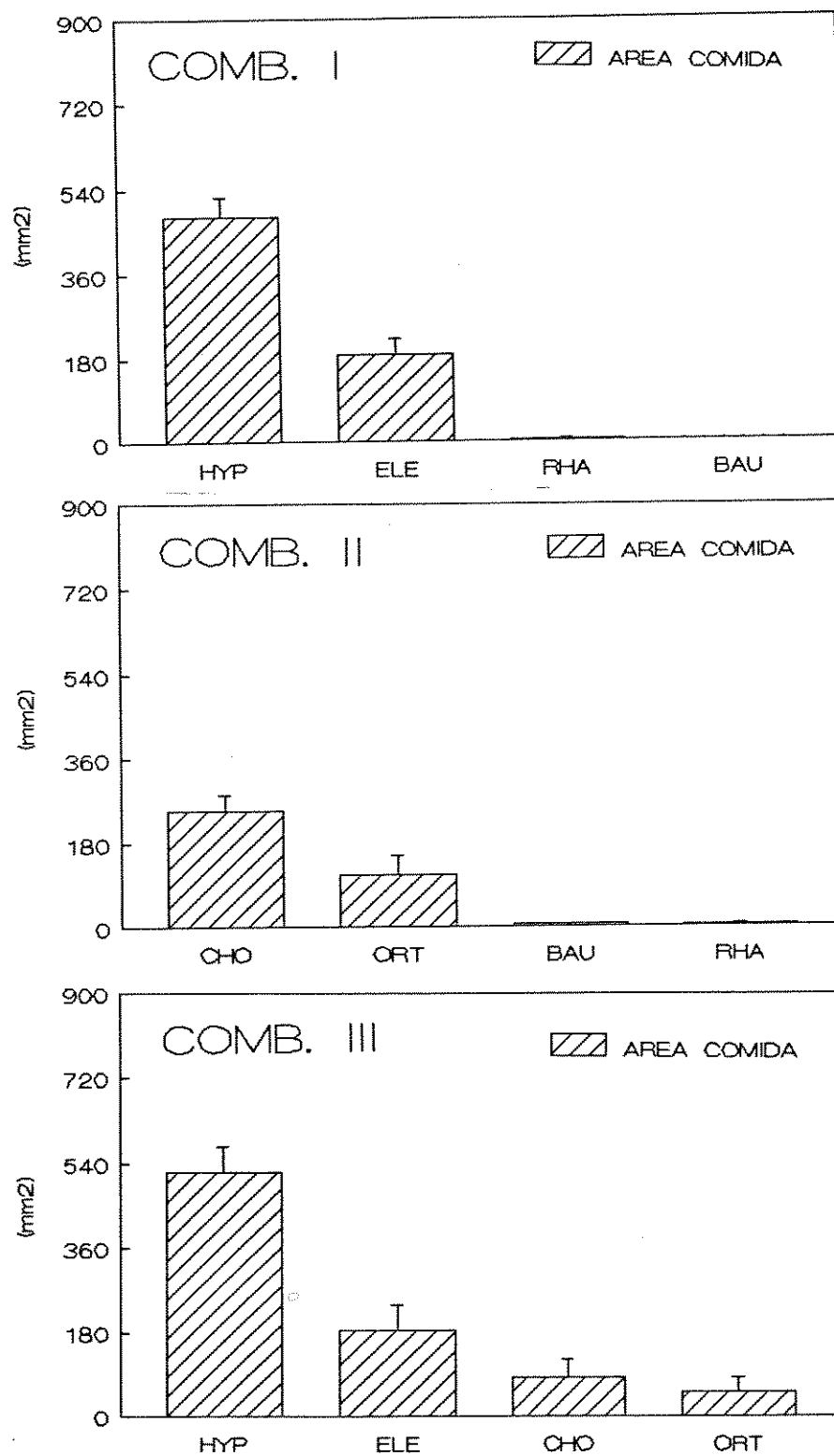
FIGURA 13: Frequência de consumo por *A. dilecta* no CAMPO e aceitação no LABORATORIO. NEC = *Nectandra rigida*; SIP = *Siparuna guianensis*; SER = *Serjania communis*; ALI = *Alibertia* cf. *sessilis*; GUA = *Guarea guidonia*. (Demais códigos de plantas na Tabela 2 e Figura 12).

ensaios de aceitação. *H. suaveolens* e *E. mollis* foram plantas freqüentemente consumidas. *Chomelia* sp esteve mais distante na ordem de freqüências de consumo no campo, intercalada por 8 espécies de planta encontradas nas fezes com maior freqüência, mas não incluídas nos ensaios de laboratório. Caso *O. angustifolius*, *B. bongardii* e *R. elaeocarpum* sejam ingeridas pelos gafanhotos no campo, a freqüência de consumo destas plantas é muito baixa, a ponto de não ter sido ingerida por nenhum dos gafanhotos analisados.

Lantana camara foi a planta mais freqüentemente aceita nos ensaios de aceitação, o que contrasta muito com a freqüência de consumo desta planta no campo. Esta planta foi rara na área de estudo, o que pode ter sido o fator responsável pela baixa freqüência de consumo no campo. Vários autores já sugeriram que a raridade de plantas mais preferidas pode levar ao consumo de plantas menos preferidas (MAC ARTHUR & PIANKA, 1966; LEVINS & MAC ARTHUR, 1969; FOX & MORROW, 1981; ROWELL, 1985a). Como o desenho experimental eliminou o fator "abundância", uma vez que não há diferenças de tempo de procura para os diferentes itens alimentares oferecidos (o tempo de procura é virtualmente nulo) a freqüência de aceitação maior de *L. camara* pode significar uma preferência alimentar efetiva de *A. dilecta* por esta planta.

Os gafanhotos apresentaram preferência alimentar no laboratório, entendida como média de área consumida de uma das plantas significativamente maior que das demais plantas da COMBINAÇÃO, quando submetidos a discos foliares de 4 espécies vegetais simultaneamente (ANOVA).

A ordem de preferências (Figura 14) foi coerente



2

FIGURA 14: Área foliar (mm) consumida por *A. dilecta* em 3 COMBINAÇÕES. 1s2

com a ordem de frequências de consumo no campo, assim como a ordem foi coerente entre diferentes COMBINAÇÕES de plantas. Isto significa que a manipulação das folhas e recorte dos discos foliares não alterou as folhas o suficiente para provocar modificações na ordem de preferências dos gafanhotos.

Nas duas primeiras COMBINAÇÕES observamos dois grupos de plantas: as plantas muito consumidas (*H. suaveolens* e *E. mollis* na COMBINAÇÃO I (Tabela 14), *Chomelia* sp e *O. angustifolius* na COMBINAÇÃO II (Tabela 15) e as plantas pouco consumidas (*B. bongardii* e *R. elaeocarpum*, nas duas COMBINAÇÕES).

Os resultados da COMBINAÇÃO I são congruentes com a dieta dos gafanhotos no campo: ali *A. dilecta* ingere mais frequentemente *H. suaveolens* e *E. mollis* que as outras plantas, com indicação de preferência por *H. suaveolens* no campo. *B. bongardii* e *R. elaeocarpum* não foram consumidas no campo, ao menos pelos gafanhotos analisados, o que pode significar que estas plantas são evitadas por *A. dilecta*.

A COMBINAÇÃO II incluiu, além das duas plantas evitadas, uma planta ausente da dieta dos gafanhotos, que foi bem consumida no laboratório (*O. angustifolius*). A única planta componente da dieta de campo foi a mais consumida desta COMBINAÇÃO, como é esperado caso os gafanhotos apresentem uma sequência de preferências alimentares absoluta. A alimentação em *O. angustifolius* pode estar relacionada à composição química desta planta, que é muito semelhante à segunda planta mais preferida pelos gafanhotos, *E. mollis* (JAKUPOVIC et alii, 1987).

É possível que *A. dilecta* não tenha se alimentado

TABELA 14: Area consumida média das plantas oferecidas nos ensaios da COMBINAÇÃO I e resultado de teste a posteriori de comparação múltipla.

TESTE DE COMPARAÇÃO MÚLTIPLA DE DUNCAN²
 VARIÁVEL: Area foliar consumida (mm²) - COMBINAÇÃO I

Planta	Média ± EP	Agrupamento
	[1]	[2]
<i>Hyptis suaveolens</i>	481,7 ± 42,3	A
<i>Elephantopus mollis</i>	187,2 ± 33,6	B
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	3,0 ± 1,7	C
<i>Bauhinia bongardii</i>	0,8 ± 0,3	C

[1] EP: Erro padrão da média

[2] Valores seguidos de letras diferentes diferem a 5% ; g.l. = 83; Quadrado médio do erro (resíduo) = 13420; a partir de ANOVA de desenho incompleto, modelo $Y = \text{Espécie} + \text{Época}$

no campo de *O. angustifolius* porque esta planta não ocorre na região de provável origem da espécie, a América Central (BARROSO et alii, 1984).

Chomelia sp, é uma espécie arbórea o que pode torná-la menos acessível aos gafanhotos, uma vez que estes são predominantes junto à vegetação herbácea.

Na combinação III, que inclui as 4 plantas mais consumidas nas outras combinações experimentais, não há grupo distinto de espécies pouco comidas (Figura 14). A ordem de preferência na combinação III foi congruente com o comportamento dos gafanhotos nas combinações I e II, com o que concluímos que existe ordenação

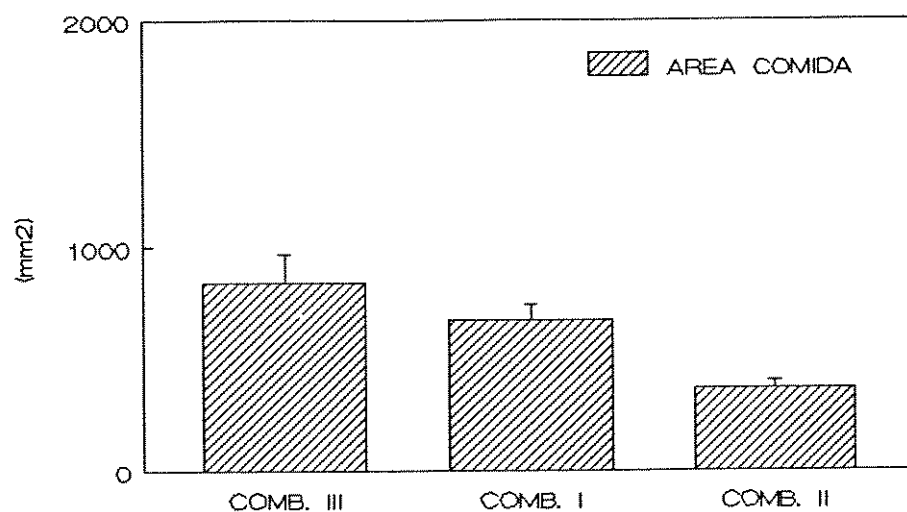
TABELA 15: Area consumida média das plantas oferecidas nos ensaios da COMBINAÇÃO II e resultados de teste a posteriori de comparação múltipla.

TESTE DE COMPARAÇÃO MÚLTIPLA DE DUNCAN ²		
VARIÁVEL: Area foliar consumida (mm ²) - COMBINAÇÃO II		
Planta	Media ± EP [1]	Agrupamento [2]
Chomelia sp	247,8 ± 35,7	A
Orthopappus angustifolius	110,9 ± 41,4	B
Bauhinia bongardii	4,4 ± 2,2	C
Rhamnidium elaeocarpum	3,7 ± 1,3	C
[1] EP: Erro padrão da média		
[2] Valores seguidos de letras diferentes diferem a 5% ; g.l. = 64; Quadrado médio do erro (resíduo) = 11400		

absoluta de preferência alimentar, que não se alterou em diferentes combinações de plantas. Os gafanhotos consumiram mais (somatória de área consumida das 4 plantas = área total consumida) quando submetido à COMBINAÇÃO III, onde as 4 plantas oferecidas foram as preferidas das outras COMBINAÇÕES e consumiram menos quando submetidos à COMBINAÇÃO II, que não inclui nenhuma espécie frequentemente consumida no campo (Figura 15).

Isto reforça a hipótese de que estes gafanhotos tem ordenação absoluta de preferências alimentares e mostra que estes gafanhotos não compensam a ausência de plantas preferidas aumentando a ingestão de plantas menos "apreciadas".

Outros são os resultados, entretanto, se, ao invés



2

FIGURA 15: Área total consumida (mm²) dos 4 discos foliares de cada uma das COMBINAÇÕES.

de definirmos preferência alimentar pelas médias de área consumida, consideremos que um indivíduo apresenta preferência alimentar "consistente" quando se alimenta de uma maior área de determinada planta em **todos** os ensaios com discos foliares (replicações). Neste caso não é tão evidente que os gafanhotos apresentem preferência alimentar: de 27 gafanhotos submetidos a 2 ou 3 replicações, na COMBINAÇÃO I, 12 não consumiram maior área foliar da mesma planta em todos os ensaios (Tabela 16), ou seja, apresentaram **alternância** de planta mais consumida, embora os outros 14 gafanhotos, consistentes, tenham sido "unânicos" (convergentes) em sua preferência por *H. suaveolens*. Dos 18 gafanhotos submetidos a 2 ou 3 replicações, com a COMBINAÇÃO II, 6 não apresentaram preferência consistente. 12 gafanhotos apresentaram preferência consistente nesta COMBINAÇÃO, sendo que, na CHUVA, 2

TABELA 16: Número de gafanhotos *A. dilecta*, submetidos a, pelo menos, três replicações, que consumiram maior quantidade de uma das espécies de planta oferecidas em todas as replicações (CONSIST.) ou que alternaram a espécie vegetal mais consumida (ALTERN.) e a planta consistentemente preferida (PLANTA CONSIST. PREFERIDA). No rodapé está o resultado de teste da hipótese de que não há diferença no número de indivíduos com ou sem preferência entre épocas (qui-quadrado para a COMBINAÇÃO I, prova exata de Fisher para a COMBINAÇÃO II, prova binomial para a COMBINAÇÃO III: não há comparação entre épocas).

COMBINAÇÃO	EPOCA	PREFERENCIA		PLANTA CONSIST. PREFERIDA
		CONSIST.	ALTERN.	
I	SECA	5	7	HYP
	CHUVA	9	5	HYP
II	SECA	9	3	CHO
	CHUVA	3	3	ORT:2,CHO:1
III	CHUVA	5	3	HYP

I: Qui-quadrado = 1,33; g.l.: 1; P = 0,25 NS

II: Prova exata de Fisher: g.l.: 1; P = 0,29 NS

III: Prova binomial: P = 0,22 NS

NS: Não significativo

gafanhotos consumiram consistentemente mais *O. angustifolius* que *Chomelia* sp, a planta mais consumida desta COMBINAÇÃO. Mesmo na amostra reduzida de ensaios com a COMBINAÇÃO III, 3 de 8 gafanhotos não apresentaram preferência consistente.

Isto desvenda uma particularidade do comportamento de *A. dilecta* - e, talvez, de gafanhotos de uma forma geral: apesar

de apresentarem preferência alimentar, manifestada pelas diferenças de consumo médio entre espécies de planta, os gafanhotos frequentemente alternam a planta mais consumida em períodos subsequentes de alimentação. Isto poderia se dar de duas maneiras. Em primeiro lugar isto pode ser uma manifestação de diferenças entre indivíduos, com uma parte da população de gafanhotos composta de indivíduos com preferência alimentar consistente e outra parte composta de indivíduos sem preferência alimentar. Esta hipótese teve de ser descartada quando observamos que os mesmos indivíduos que alternaram a planta mais consumida em uma COMBINAÇÃO foram consistentes em outra.

Em segundo lugar a alternância de espécies de planta mais consumida entre períodos pode ser comum a todos os indivíduos da população. Neste caso os indivíduos que apresentaram preferência alimentar consistente entre ensaios devem alterar a planta mais consumida em ensaios subsequentes.

Que fatores podem ter levado a este comportamento ? Um deles é um mecanismo de regulação do nível de compostos tóxicos, parecido àquele proposto para herbívoros vertebrados por FREELAND e JANZEN (1974) e estendido para gafanhotos por JOERN (1979). Foram observadas diferenças no comportamento alimentar de uma espécie especialista de gafanhoto em relação a um gafanhoto polífago, ao se alimentarem de uma planta rica em defesas químicas e mecânicas, mas a proporção diária de alimentação foi igual (BLUST & HOPKINS, 1990). Por outro lado gafanhotos polípagos apresentaram capacidade de aprendizado associativo, evitando ingerir plantas quando submetidos à injeção de compostos aleloquímicos após a alimentação (LEE & BERNAYS, 1990) e capacidade de regular o balanço nutritivo de sua dieta por ingestão de diferentes quantidades de dietas artificiais com compo

sições diferentes (SIMPSON & ABISGOLD, 1985; ABISGOLD & SIMPSON, 1987; SIMPSON & WHITE, 1990).

Portanto não há porque *A. dilecta* não ser capaz de regular a quantidade de composto aleloquímicos na dieta. É necessário se analisar a composição química das plantas em questão, entretanto, para verificar se elas diferem o suficiente para possibilitar que se alimentando de uma delas os gafanhotos não estejam ingerindo os mesmos compostos que encontraram na outra planta. Os dados de literatura sugerem que as plantas ingeridas por *A. dilecta* tem vários grupos químicos em comum (ver discussão anterior).

Uma segunda hipótese não exclui a primeira: é de que os gafanhotos regulem seu balanço nutricional pela alternância de plantas mais consumidas, comportamento já proposto em 1967, por MULKERN. No entanto, apesar de ter sido observada compensação nutricional com dietas artificiais (SIMPSON & ABISGOLD, 1985; ABISGOLD & SIMPSON, 1987; SIMPSON & WHITE, 1990), a composição de nutrientes é bastante semelhante entre plantas (HOUSE, 1969).

Uma hipótese alternativa é que o comportamento de alternância descrito para os gafanhotos não tem função adaptativa. Ele pode ser variação aleatória em torno das preferências alimentares médias.

A planta que cada indivíduo ingeriu no campo não foi, necessariamente, a planta preferida pelo indivíduo no laboratório: de 23 indivíduos cujas fezes foram analisadas, que haviam ingerido uma das plantas experimentais no campo, 18 não apresentaram preferência alimentar, medida pelas médias de área consumida, pela planta que havia ingerido no campo (Tabelas 17 e 18).

TABELA 17: Plantas consumidas em todos os ensaios com discos foliares de cada gafanhoto, em laboratório, em relação à planta encontrada nas fezes (= consumida no campo, antes do gafanhoto ser submetido aos ensaios). Está representado o número de gafanhotos, perfazendo 30 indivíduos submetidos à ensaios cujas fezes foram analisadas. Nos casos em que tenha sido encontrada mais de uma planta nas fezes o indivíduo foi contabilizado mais de uma vez.

CONSUMIU NO LABORATORIO																	
CONSUME NO CAMPO	Comb. I						Comb. II					Comb. III					
	HYP ELE	HYP ELE	HYP ELE RHA	HYP ELE RHA BAU	HYP BAU	HYP ELE BAU	CHO ORT	CHO BAU	CHO ORT	CHO ORT RHA	CHO ORT RHA BAU	HYP ELE	HYP CHO	HYP ELE ORT	ELE CHO ORT	HYP CHO ELE	HYP ELE ORT CHO
ELE	2	7	1	1	1	1	1	4	2	3	0	1	0	0	1	0	3
HYP	0	2	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	2
BAC	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
SP 1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	3
DES	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
GRA	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SP 8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
SP 9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0

Não podemos descartar hipóteses que envolvam modificações físicas ou físico-químicas das folhas nas folhas após a coleta e recorte dos discos, mas é sugestivo que a planta mais frequentemente ingerida no campo foi *E. mollis*, que é bem mais abundante que *H. suaveolens* e que àquela apresentada pelos gafanhotos em laboratório. Ambos estes fatos sugerem que o fator determinante para a ingestão no campo, à parte a ordenação de preferências alimentares, foi a abundância.

TABELA 18: Número de gafanhotos *A. dilecta* que consumiram no laboratório, a planta que haviam ingerido no campo, com ou sem preferência por esta planta. Estão incluídos apenas os gafanhotos que apresentaram fragmentos fecais de uma das plantas experimentais (HYP, ELE ou CHO).

COMBINAÇÃO	Ingeriu planta do campo no lab.		Não ingeriu planta do campo no lab.
	Preferiu planta do campo	Não pref. planta do campo	
I	2	11	2
II	-	-	-
III	3	5	0

3.5. FATORES QUÍMICOS

ROWELL (1985a), baseado em dados da literatura, infere que a escolha de plantas ingeridas por gafanhotos *Rhachicreagra* spp recai sobre plantas com altas concentrações de nitrogênio e cátions nas folhas, além da presença de saponinas, flavanoides, alcalóides, poliacetilenos e lactonas sesquiterpênicas.

Elaboramos uma lista dos compostos químicos certamente ou possivelmente ingeridos e daqueles evitados em laboratório ou aparentemente evitados no campo por *A. dilecta* (Tabela 19), em base à literatura (ACHENBACH et alii, 1988; AHMED, 1989; BARBOSA-FILHO et alii, 1989; BARDON et alii, 1990; BECERRA et alii, 1987; BETTOLO et alii, 1986; CHEN et alii, 1990; COSKUN et alii, 1990; D'AGOSTINO et alii, 1990; DE CARVALHO et alii, 1987; HARTSHORN &

TABELA 19: Compostos químicos secundários relatados nas partes aéreas (quando em outras partes está assinalado) de plantas encontradas na área de estudo [1].

A. Terpenóides e substâncias relacionadas

(poucas Graminae)	+	
Sesquiterpenos (Lamiaceae, <i>Lantana</i> , Graminae, Leguminosae)	+	R
(Erythroxylaceae, Euphorbiaceae)	--	
Mansonona (raiz de <i>Helicteres</i>)	+	
Hidrocarbonetos e álcoois (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Lactonas sesquiterpênicas (<i>Aristolochia</i> , Lauraceae)	++	
Derivados de desoxielefantopina (<i>E. mollis</i>)	++	
Elefantopina (<i>E. mollis</i> e <i>O. angustifolius</i>)	++	T
Isoelefantopina (<i>O. angustifolius</i>)	++	
Germacranolida (<i>O. angustifolius</i> , <i>Vernonia</i>)	++	[R/T]
Germacreno D (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Delta-cadineno (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Cariofileno (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Ledeno (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Glaucolídeo A (<i>Vernonia</i>)	+	
Derivados de geranil-nerol (<i>Blainvillea</i>)	-	
(<i>Eupatorieae</i>)	--	
Alcoois sesquiterpênicos		
Neurodiol (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Spatulenol (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Isoumbertiol (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Dracunculifoliol (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Triterpenóides		
Ácido hyptadiênico (<i>H. suaveolens</i> e <i>Rhamnaceae</i>)	++	T
Ursano com anel A contraído (<i>H. suaveolens</i>)	++	
Anel A contraído (<i>H. suaveolens</i> e <i>Rhamnaceae</i>)	++	
Ácido hipático (<i>Hyptis</i>)	+	T
Naptoquinona (raiz de <i>Helicteres</i>)	+	
Lantadeno D (<i>L. camara</i>)	++	
Lantadeno A e B (<i>L. camara</i>)	++	T?
Tetra- e pentacíclico (<i>Erythroxylaceae</i> , <i>Euphorbiaceae</i>)	--	
Esteres, acetato (<i>Erythroxylaceae</i> , <i>Euphorbiaceae</i>)	--	
Saponinas (<i>Serjania</i>)	+	
Limonóides (<i>Meliaceae</i>)	+	[R]
Diterpenos (<i>Lamiaceae</i> , <i>Lantana</i>)	+	
Isopimarino (<i>Hyptis</i>)	+	
Clerodano (<i>Labiatae</i> , raiz de <i>A. esperazae</i>)	+	T/R
Clerodano (<i>X. aromatica</i> , <i>Euphorbiaceae</i>)	--	T/R

TABELA 19: folha 2

Monoterpenos (H. suaveolens, Lantana, Graminae)	++
(Euphorbiaceae)	--
Monoterpenos iridóides (Lamiaceae, Verbenaceae)	+
Xilomolina (Meliaceae)	+ R
Alcalóides monoterpenos (Apocynaceae)	-
Terpenos (Ulmaceae)	--
Derivados de lupano (H. suaveolens)	++
Alfa-pironas (Hyptis)	+ R
2-pironas (Nectandra)	+
A. Terpenóides e substâncias relacionadas	
Isocuranetina (H. suaveolens)	++
Acido ciânico (Hyptis)	+
Fitolecittinas (Leguminosae)	+
Acido aristolóquico (Aristolochia)	+ R
Acido caprílico (Ulmaceae)	--
Fenilpropanóides (Erythroxylaceae, Euphorbiaceae)	++
Acido gálico (Bauhinia)	+
Acido acetilênico (Opiliaceae)	-
B. Substâncias fenólicas	
Acido fenólico (Euphorbiaceae)	--
Fenantrenas (Euphorbiaceae)	--
Ésteres de glicose (Solanum)	-
Compostos simples (Graminae)	+
Calconas (Hyptis, Bauhinia)	+
Glauconas hidrosolúveis (raiz de Rhamnaceae)	+
Flavonas (Hyptis)	+ T
Flavonas (Solanum)	-
Agliconas flavavonóides (Labiatae)	+
Flavanóides (Bauhinia)	+
Flavanóides (Euphorbiaceae)	--
6-hidroflavonas (Bignoniaceae)	--
Glaucosídios flavanóides (E. cuneifolium)	--
Xantonas (Rubiaceae)	+
Xantonas (Bignoniaceae, Apocynaceae)	--
Lignina (Bauhinia)	+
Lignina (Euphorbiaceae)	--
Lignóides (Nectandra)	+

TABELA 19: folha 3

Quinonas		
(Euphorbiaceae)	--	
Naptoquinonas (Compositae, Rubiaceae)	+	
Naptoquinonas (Bignoniaceae, Celastraceae, Liliaceae)	--	
(Apocynaceae)	-	
Antraquinonas (Rubiaceae, Rhamnaceae)	+	
Antraquinonas (Bignoniaceae, Liliaceae, Apocynaceae)	--	
Antronas (Rhamnaceae)	+	
Taninos (Malvales, Leguminosae)	+	
Taninos (Euphorbiaceae)	--	
Taninos condensados (<i>Maytenus</i>)	--	[R]
B. Substâncias fenólicas		
Cumarinas (Rubiaceae)	+	
Cumarinas (Euphorbiaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae)	--	
Ácido cumárico prenilado (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
Rhamnotcitrina (<i>B. dracunculifolia</i>)	++	
C. Ácidos graxos		
(Euphorbiaceae)	--	
Lipídios incomuns (Euphorbiaceae)	--	
C. Ácidos graxos		
Ciclopropenil (semente de Malvales)	+	
Ácidos hidroxâmicos (Graminae)	+	R
Cianolipídios (<i>Serjania</i>)	+	
D. Alcalóides		
(Graminae, Leguminosae, Rubiaceae, <i>Nectandra</i> , Magnoliales)	+	T/R-
(Euphorbiaceae, Tubiflorae, Magnoliales)	--	
Alcalis solúveis (Graminae)	+	
Peptídios (Rhamnaceae)	+	
Alcalóides peptídicos (Celastraceae)	-	
Alcalóides com colchicina (Liliaceae)	--	
Alcalóides tropanos (Erythroxylaceae)	--	
Benzilisoquinona (Rhamnaceae)	+	
Benzilisoquinolinas (Annonaceae)	--	
Esteres de glicose (Leguminosae, Solanaceae)	+/-	
Esteróides (Liliaceae)	--	
Esteróide glicosídico (<i>Solanum</i>)	-	[R]
Ácidos hidroxibenzênicos (Leguminosae, Solanaceae)	+/-	
Wilferina (<i>Maytenus</i>)	--	[R]
E. Saponinas (Leguminosae, Solanaceae)		
	+/-T	

TABELA 19: folha 4

F. Amino-ácidos não protéicos

(Faboideae, <i>Serjania</i>)	+	T?
Beta-cianoalanina (Faboideae)	+	T
Ácido oxalildiaminopropiônico (Faboideae)	+	T

G. Glicosídeos

(Leguminosae)	+
(Solanaceae)	-
Antraquinona (cortiça de Rhamnaceae)	+
Flavanóides (frutos de Rhamnaceae)	+
Flavanóides (<i>Eupatorium</i>)	--
Antrona (cortiça de Rhamnaceae)	

G. Glicosídeos

Pseudo-cianogênicos (<i>Serjania</i>)	+
Esteróide (<i>Solanum</i>)	-
Glicosídeos cardíacos (Apocynaceae)	-

H. Inibidores de proteinase

(Leguminosae)	-
(<i>Solanum</i>)	-

I. Fitohemaglutininas

(<i>Bauhinia</i>)	+	T?
(<i>Solanum</i>)	-	

J. Nitrocompostos (Malpigiaceae)

--

K. Cianogênicos (Graminae, Melastomataceae)

+

Glicosídeos cianogênicos (Leguminosae)	+	T/R-
Glicosídeos cianogênicos (Euphorbiaceae)	--	
Ciclopentanos (Flacourtiaceae)	-	

L. Poliacetilenos (raiz de *P. lanatum*)

--

M. Fatores anti-hormonais (Eupatorieae)

--

N. Látex

Secreção mucilagínosa (tricomas B de <i>Solanum</i>)	-
(<i>Chaptalia</i> , <i>Erythroxylon</i> , Euphorbiaceae)	--

O. Glucosinolatos

(Erythroxylaceae, Euphorbiaceae)	--
----------------------------------	----

[1] Entre parenteses a(s) plantas onde o composto foi encontrado: o taxon citado é o máximo grau de parentesco entre o relato e a(s) plantas utilizadas ou evitadas pelos gafanhotos. Para verificação das espécies vegetais ver Tabela 1; plantas ingeridas no campo: Tabela 9; plantas aceitas ou rejeitadas em laboratório: Tabela 9. A classificação dos compostos é aproximada, baseada na literatura citada.

- (++) = compostos que *A. dilecta* certamente ingere
- (+) = compostos que podem estar presentes nas plantas ingeridas pelos gafanhotos
- (--) = os gafanhotos evitaram a ingestão de plantas que tem este composto, em lab. ou no campo
- (-) = as plantas que não foram consumidas nem no campo nem no laboratório
- T = efeito tóxico comprovado
- R = efeito repelente comprovado
- ? = efeito encontrado em vertebrados
- [] = efeito com grande variabilidade inter-específica, tanto entre plantas como entre insetos/gafanhotos, R-: ausência comprovada de efeito repelente.

POVEDA (1983); INIGO et alii, 1988; JAKUPOVIC et alii, 1987; JIAO & FANG, 1989; KING et alii, 1989; KLINK & HERRMANN, 1988; LANGENHEIM et alii, 1986; LAPIERRE et alii, 1989; LOPES & BOLZANI, 1988; LOPES et alii, 1987; MABRY & GILL, 1979; MAGALHÃES et alii, 1989; MESSANA et alii, 1990; MORAES & ROQUE, 1988; MORO et alii, 1987; NIEMEYER, 1988; PEREDA-MIRANDA et alii, 1990; PREISS et alii, 1988; RAO et alii, 1990; RAUWALD & DEMIREZER, 1990; RIPPERGER, 1990; RIZK, 1987; ROSENTHAL & JANZEN, 1979; RUECKER et alii, 1990; SEIGLER, 1981; SHARMA et alii, 1990; SIMMONDS et alii, 1989; SINGH et alii, 1988; THAKER et alii, 1990; TOMÁS-BARBERÁN & WOLLENWEBER, 1990; WANG et alii, 1988; WANG & LIU, 1987; WEYERS-TAHL et alii, 1990; YAMAGASHI et alii, 1988; ZDERO et alii, 1989). Excetuando concentração de íons e nitrogênio (não foram encontrados dados a este respeito) e

poliacetilênicos, todos os outros compostos mencionados por ROWELL (1985a) também estiveram presentes na dieta de *A. dilecta*, e poderia, portanto, ter efeito fagoestimulante ou atrativo sobre *A. dilecta*.

Alguns compostos foram exclusivos de plantas não ingeridas - nitrocompostos, ciclopentenos cianogênicos, poliacetilenos, látex etc. - e podem, por isto, ser repelentes ou inibidores de alimentação para *A. dilecta*.

Entretanto todos os grupos de compostos secundários encontrados na literatura apresentaram substâncias que podem estar presentes em plantas não consumidas por *A. dilecta*. Caso estes compostos tivessem efeito fagoestimulante nas plantas ingeridas porque não o tiveram nas plantas não consumidas, e, em especial, naquelas evitadas em laboratório?

A presença de determinado composto secundário em plantas de uma determinada família, ou mesmo espécie, não é, necessariamente, indicadora da presença dos compostos nas plantas deste estudo. Há variabilidade na presença ou ausência de compostos entre espécies da mesma família (ROSENTHAL & JANZEN, 1979), entre plantas da mesma espécie (DENNO & MC CLURE, 1983; QUEIROZ et alii, 1990) e nas mesmas plantas pode haver variação na quantidade de determinados compostos, especialmente com a idade da planta ou do tecido (FLUECK, 1963; COLEY, 1980; WHITHAM, 1983). Além disso compostos químicos podem ter diferentes efeitos sobre gafanhotos não-graminívoros, conforme a natureza do composto e a concentração deste na planta (BERNAYS & CHAPMAN, 1978).

Assim como outros gafanhotos (JOERN, 1979; BERNAYS & CHAPMAN, 1978), *A. dilecta* parece ter alguma forma de resistência

a compostos aleloquímicos, o que pode envolver processos complexos e especializados de degradação (MILLBURN, 1978; GONZALEZ & NEBERT, 1990; GOULD, 1984; ROSE, 1985).

É possível que o papel dos compostos secundários na determinação da dieta de *A. dilecta* não seja importante ou que apenas determinados compostos, em concentrações bastante específicas, o sejam. Para se poder concluir algo a este respeito é necessário um estudo pormenorizado da composição química das plantas consumidas e evitadas pelos gafanhotos, com isolamento e bioensaios das substâncias.

JOERN (1979) propôs que, assim como foi sugerido para herbívoros vertebrados (FREELAND & JANZEN, 1974), os gafanhotos consomem pequenas quantidades de cada espécie vegetal, mantendo, desta forma, a quantidade de toxinas vegetais abaixo de um nível crítico.

Comparando-se uma espécie de gafanhoto polífago com uma de gafanhoto monófago BLUST e HOPKINS (1990) verificaram que, ao se alimentar da planta-alimento do monófago (normalmente evitada pelo gafanhoto generalista devido a sua pubescência e grande quantidade de compostos aleloquímicos), o gafanhoto polífago apresenta períodos menores e mais frequentes de alimentação continuada (*feeding bouts*) ao longo do dia, apesar da proporção total de tempo devotada à alimentação diária ser igual nas duas espécies (BLUST & HOPKINS, 1990). Estes dados não foram discutidos em termos de estratégia de tolerância aos compostos aleloquímicos mas isto pode estar envolvido.

Os resultados de frequência de consumo de plantas

por *A. dilecta* no campo não corroboram a hipótese de FREELAND e JANZEN (1974), porque a amplitude individual de dieta não foi diferente entre gafanhotos que consumiram diferentes espécies de planta (Tabela 9). Seria esperado que, caso os gafanhotos estivessem regulando a quantidade de compostos tóxicos na sua dieta, através da alternância de alimento, quando ingerissem plantas mais ricas em defesas (*E. mollis*, *H. suaveolens*, *Baccharis dracunculifolia*, *Lantana camara*) deveriam incluir espécies de composição química diferente na dieta, ou seja, tais indivíduos deveriam apresentar maior número de espécies de plantas nas fezes (maior amplitude individual). Além disso a composição de substâncias secundárias das plantas mais frequentemente ingeridas no campo parece ser muito parecida, em relação aos grupos químicos representados (Tabela 19). Pela hipótese de FREELAND e JANZEN (1974) seria esperado que os gafanhotos não escolhessem plantas com composições químicas tão semelhantes para compreender mais de 50% de sua dieta. Da mesma forma, não seria esperado que houvesse grande quantidade de indivíduos que consumissem apenas uma dessas plantas durante um período de alimentação, como foi observado.

Uma hipótese alternativa para explicar a polifagia e os fatores que determinam a seleção e preferência alimentar, por parte dos gafanhotos, é que o comportamento destes insetos é uma forma de obter um balanceamento ideal de nutrientes na sua dieta. Foi demonstrado que gafanhotos podem regular a quantidade de nutrientes em sua dieta por ingestão de diferentes quantidades de dietas artificiais (SIMPSON & ABISGOLD, 1985; ABISGOLD & SIMPSON, 1987; SIMPSON & WHITE, 1990).

No entanto as diferenças de concentração de nutri-

entes entre espécies de planta não variam da mesma forma e magnitude que nas dietas artificiais (HOUSE, 1969), como aquelas utilizadas nos estudos de SIMPSON, ABISGOLD e WHITE. Gafanhotos mantidos em laboratório com diversas espécies de planta como alimento não apresentaram desenvolvimento, sobrevivência e reprodução maiores que indivíduos mantidos com apenas uma espécie de planta (BAILEY & MUKERJI, 1976; BEN HALIMA *et alii*, 1984), como seria esperado caso a polifagia fosse uma forma de aperfeiçoar o balanço nutricional da dieta.

Desta forma é improvável que o comportamento de polifagia e a preferência alimentar de *A. dilecta* sejam determinados por necessidades de balanceamento de nutrientes.

3.6. COMPARAÇÃO ENTRE ÉPOCAS

A Figura 16 mostra a frequência de consumo de plantas no campo na SECA *versus* CHUVA. A proporção de indivíduos que ingeriram as 4 plantas mais consumidas no campo não diferiu significativamente entre as épocas (Tabela 20). Embora a distribuição de frequências de consumo sugira maior equitabilidade (preferência menos acentuada) na CHUVA (Figura 16), as alterações observadas podem ser resultantes de pequenas alterações na abundância relativa de *H. suaveolens* e de *E. mollis* entre épocas (Figura 10), permanecendo a preferência alimentar inalterada.

O número de espécies vegetais ingeridas por cada gafanhoto no campo (dieta individual) não se alterou entre épocas

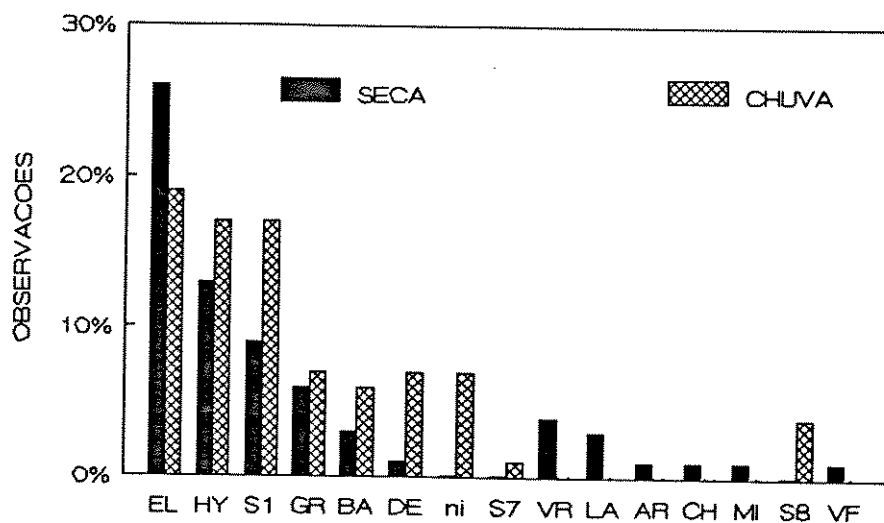


FIGURA 16: Frequência de observações de fragmentos fecais de gafanhotos *A. dilecta* das espécies de planta enumeradas, na SECA e na CHUVA.

 (Tabela 21), o que significa que os fatores que determinam esta amplitude não se alteraram entre épocas.

Da mesma forma a amplitude coletiva de dieta (número de plantas ingeridas por todos os gafanhotos analisados) não foi estatisticamente diferente na CHUVA, em comparação com a SECA (prova binomial: não significativo). Por outro lado a curva do número cumulativo de espécies vegetais ingeridas em cada época pelo número de gafanhotos analisados (Figura 17) sugere que os gafanhotos consumiram uma maior quantidade de espécies de planta na SECA que na CHUVA.

As alterações na dieta no campo da SECA para a CHUVA, embora não tenham sido significativas, podem representar tendências que, ao analisarmos o comportamento dos gafanhotos no pico da estação seca (Figura 1), se revelem significativas.

TABELA 20: Número de observações de fragmentos fecais das plantas enumeradas, encontrados entre 69 indivíduos *A. dilecta*, coletados na SECA ou CHUVA, e resultado de teste qui-quadrado para a hipótese nula de que não há diferença na frequência de consumo das plantas entre épocas.

Espécie de planta ingerida	EPOCA	
	SECA	CHUVA
<i>Elephantopus mollis</i>	18	13
<i>Hyptis suaveolens</i>	9	12
Malvales	6	12
Gramineae	4	5
demais plantas	12	18

Qui-quadrado = 3,47; g.l: 4; P = 0,48 NS
NS: Não significativo

TABELA 21: Número de indivíduos *A. dilecta*, coletados na SECA ou na CHUVA, que apresentaram fragmentos de 1, 2 ou mais de 2 espécies de planta em suas fezes. Hipótese nula: o número de gafanhotos coletados na SECA que ingeriram 1, 2, ou mais de 2 plantas é igual ao número de gafanhotos coletados na CHUVA que ingeriram 1, 2, ou mais de 2 plantas.

Número de plantas	Número de indivíduos	
	SECA	CHUVA
1	18	23
2	6	11
>2	6	5

Qui-quadrado = 1,02; g.l.: 2; P = 0,60 NS
NS: Não significativo

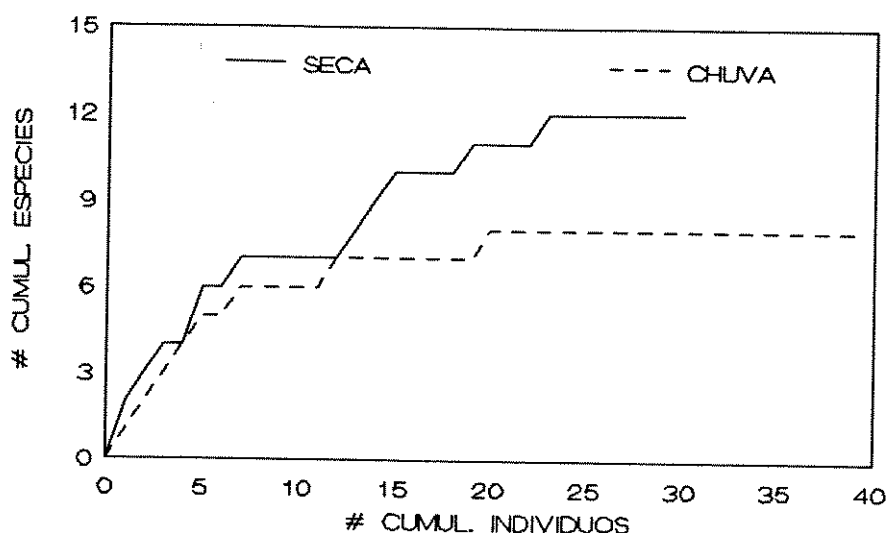


FIGURA 17: Número cumulativo de espécies vegetais encontradas nas fezes de gafanhotos *A. dilecta*, na SECA e na CHUVA.

Uma maior amplitude de dieta na SECA que na CHUVA é esperada pela teoria de forrageamento ótimo: em época de baixa disponibilidade de alimento animais polípagos, na escassez de itens alimentares mais proveitosos, acabam por escolher itens menos proveitosos e, desta forma, tendem a ampliar sua dieta (PYKE, 1984). Tal comportamento já foi observado em outro gafanhoto, *Dociostaurus maroccanus*, que inclui plantas que se mantêm verdes na estação seca e que havia rejeitado na estação úmida (BEN HALIMA et alii, 1984).

Na SECA os gafanhotos apresentaram amplitude individual de dieta no laboratório, estimada pelo número de plantas ingeridas durante todos os ensaios por cada gafanhoto, significativamente menor que na CHUVA (Tabela 22): um maior número de indivíduos ingeriu até duas plantas nos ensaios com discos foliares do que na CHUVA, ou seja, a amplitude de dieta individual foi

TABELA 22: Número de gafanhotos *A. dillecta* que consumiram até duas ou mais de duas espécies de planta, em ensaios com discos foliares (COMBINAÇÕES I e II) comparando-se SECA versus CHUVA. Hipótese nula: não houve alteração na proporção de gafanhotos que ingeriu menor ou maior número de plantas.

Número de plantas	EPOCA	
	SECA	CHUVA
1 ou 2	23	19
3 ou 4	2	14

Qui-quadrado com correção de continuidade = 6,803
g.l. = 1; P = 0,0091 **
** Significativo a 1%

mais ampla quando as folhas foram mais consumidas (maior área total consumida por ensaio, Tabela 23). Isto mostra que nas ocasiões em que o efeito fagoestimulante das folhas é acentuado os gafanhotos tendem a ampliar o espectro de espécies que utilizam como alimento. Quando submetidos a 4 espécies de planta mais "apetitosas", na COMBINAÇÃO III, onde consumiram maior área total por ensaio (Figura 15), os gafanhotos também apresentaram menor seletividade - maior amplitude de dieta individual (Tabela 17).

Os gafanhotos consumiram, em média, área maior de *O. angustifolius* na CHUVA que na SECA (Figura 19 e Tabela 24).

Como na CHUVA os gafanhotos consumiram mais por ensaio, em termos de área foliar total, de todas as espécies somadas, das plantas preferidas na COMBINAÇÃO I e II e de todas as plantas da COMBINAÇÃO III, conclui-se que alguma alteração nas folhas, comum à todas estas espécies, que tornou os discos foliares mais fagoestimulantes ou, alternativamente, os tornou menos nutritivos,

TABELA 23: Área total consumida (média = $\bar{X}$, e desvio padrão = DP) por gafanhotos *A. dilecta*, em ensaios com discos foliares com quatro espécies vegetais, nas COMBINAÇÕES I e II e resultados de análise de variância (teste t) do efeito de época.

TESTE T DE STUDENT ²								
VARIÁVEL: Área total consumida (mm ²)					Efeito testado: EPOCA			
COMB. [1]	SECA		CHUVA		T	g.l.	P	
	N	$\bar{X} \pm EP$	N	$\bar{X} \pm EP$				
I	12	484 $\pm$ 60	10	899 $\pm$ 96	3,77	20	0,0012	**
II	12	323 $\pm$ 31	6	454 $\pm$ 80	1,87	16	0,0793	NS

** Significativo a 1%

NS Não significativo

[1] COMB.: COMBINAÇÃO experimental; N: Número de indivíduos;
X: Área consumida média (mm²); EP: Erro padrão da média;
g.l.: graus de liberdade

exigindo que os gafanhotos consumissem maior área para assimilar a mesma quantidade de alimento.

As folhas da CHUVA foram maiores e aparentemente mais tenras que as folhas da SECA, possivelmente devido a um desenvolvimento mais acelerado e vigoroso, possibilitado pela maior disponibilidade hídrica. Folhas de crescimento mais rápido tem menor quantidade de defesas contra herbivoria, como dureza foliar, taninos e compostos fenólicos (JING & COLEY, 1990) e pilosidade (WOODMAN & FERNANDES, 1991). Folhas mais novas são mais ricas em - nitrogênio, apresentam menor quantidade de fibras e menor dureza, o que as torna alvo de maior herbivoria (COLEY, 1983). Preferência alimentar por plantas anuais, de folhas menos duras e mais finas que folhas de

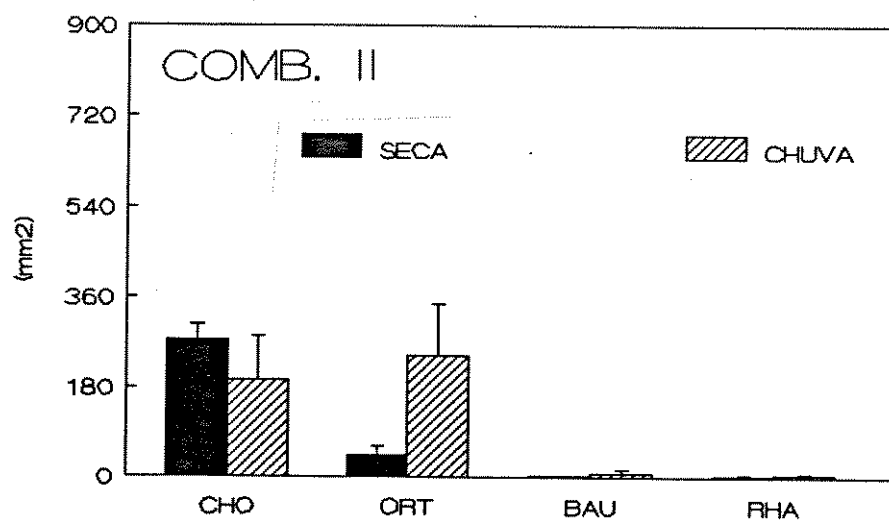
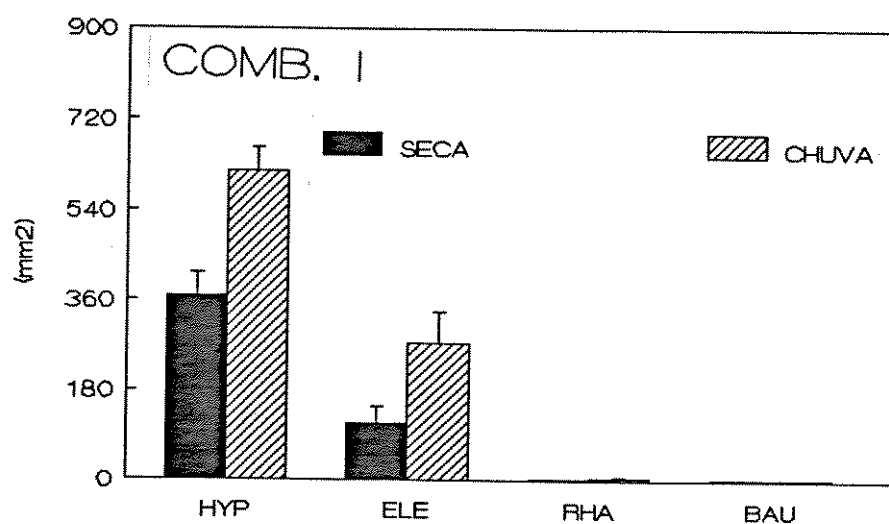


FIGURA 19: Área consumida (mm^2) por *A. dilecta* em 2 COMBINAÇÕES, nas épocas SECA e CHUVA.

TABELA 24: Área comida (erro padrão) por *A. dilecta*, em mm², de discos foliares das combinações I e II.

		HYP	ELE	RHA	BAU
I	SECA	369 (47)	114 (19)	1,3 (0,7)	0,2 (0,2)
	CHUVA	617 (47)	275 (61)	5,1 (3,6)	1,5 (0,7)
		CHO	ORT	RHA	BAU
II	SECA	274 (32)	44 (19)	2,6 (1,5)	2,2 (1,3)
	CHUVA	195 (89)	244 (103)	5,9 (2,8)	8,8 (5,9)

alvo de maior herbivoria (COLEY, 1983). Preferência alimentar por plantas anuais, de folhas menos duras e mais finas que folhas de outras espécies, já foi observada em caramujos (DIRZO, 1980). Em solo de floresta tropical, caranguejos terrestres apresentaram menor herbivoria em folhas com maior concentração de nitrogênio, fibras detergentes neutras, e compostos fenólicos totais (O'DOWD & LAKE, 1990), características encontradas em folhas mais novas. Levantamos, pois, a hipótese de que todas, ou a maioria das espécies preferidas por *A. dilecta* nos ensaios com discos foliares apresentaram alteração na constituição física ou físico-química de suas folhas da época seca para a época chuvosa devido ao aumento na disponibilidade hídrica no campo, e que estas alterações tornaram estas folhas mais fagoestimulantes.

Por si só, a quantidade maior de água não deveria alterar o consumo, uma vez que os gafanhotos tiveram água disponível independente das folhas, embora tenha sido proposto que água é fagoestimulante (BERNAYS & CHAPMAN, 1978).

Por outro lado um aumento na quantidade de água dentro das folhas pode ter alterado a relação do peso seco com o peso úmido, levando à necessidade de ingestão de maior área para assimilar a mesma quantidade de energia (WALLER & JONES, 1989), pelos gafanhotos. Considerações sobre a concentração de nutrientes são contraditórias. Se, por um lado, plantas com deficiência hídrica apresentam aumento destes compostos (MATTSON & HAACK, 1987), por outro lado folhas de desenvolvimento mais rápido tiveram maior quantidade de nitrogênio, em floresta tropical (COLEY, 1983).

Enquanto na COMBINAÇÃO I a área consumida das duas plantas preferidas pelos gafanhotos (*H. suaveolens* e *E. mollis*) aumentou da SECA para a CHUVA (Tabelas 24 e 25), na COMBINAÇÃO II apenas *O. angustifolius* foi mais consumida na CHUVA que na SECA (Tabelas 24 e 25). Dessa forma ocorreu uma inversão na ordenação de preferências alimentares dos gafanhotos da SECA para a CHUVA, quando submetidos à COMBINAÇÃO II (Figura 19). Enquanto na SECA apenas *Chomelia* sp foi consistentemente preferida, na CHUVA alguns indivíduos preferiram consistentemente *O. angustifolius* à *Chomelia* sp, levando a uma maior área consumida média de *O. angustifolius* na CHUVA que na SECA. Esta alteração de comportamento pode refletir variação inter-individual, em que indivíduos "apreciadores de *O. angustifolius*" (que ingerem mais *O. angustifolius* que *Chomelia* sp em qualquer (repetição) não foram amostrados pelos ensaios de SECA ou, alternativamente, variação intra-individual, em que todo o indivíduo, em média, altera sua preferência entre épocas e que, portanto, não existe "apreciadores" disso ou daquilo (ver item 3.9).

Alternativamente as folhas de *Chomelia* sp podem não

TABELA 25: Resultados de análise multivariada de variância do efeito de época (SECA vs. CHUVA) na área consumida por gafanhotos *A. dilecta* em ensaios com discos foliares, em duas COMBINAÇÕES.

----- MANOVA -----						
VARIABEL: Area foliar consumida			Efeito testado: EPOCA			

COMBINAÇÃO	ESTATISTICA [1]	F	g.l. [2]		P	
			Numer.	Denom.		

I	0,5640	3,29	4	17	0,036	*
II	0,4950	3,32	4	13	0,044	*

* Significativo a 5%						
[1] Lambda de Wilks						
[2] g.l. numerador = no. variáveis						
g.l. denominador = (no. obs. - 1) - no. variáveis						

ter sofrido as alterações físicas ou físico-químicas que ocorreram nas demais espécies oferecidas, levando a uma modificação na ordenação absoluta de preferência alimentar de *A. dilecta*, em relação a *Chomelia* sp da SECA para a CHUVA.

O fato de *Chomelia* sp ser arbórea, enquanto *O. angustifolius*, *H. suaveolens* e *E. mollis* são herbáceas, pode ser o fator determinante da ausência de alteração de suas folhas na CHUVA em relação à SECA, uma vez que árvores são menos suscetíveis a modificações na disponibilidade hídrica (BECKER & CASTILLO, 1990).

Houve certa semelhança entre os perfis de área consumida entre épocas e entre sexos o que poderia indicar que o padrão observado entre épocas é espúrio, fruto de predominância de

fêmeas sobre machos, na CHUVA, nos ensaios das duas COMBINAÇÕES. Não foi isto que ocorreu: ao incluirmos, na análise, os gafanhotos sem replicação, verificamos que tanto machos como fêmeas, separadamente, apresentaram as mesmas diferenças de perfil entre épocas.

3.7. VARIAÇÃO ESPACIAL

Gafanhotos são mais abundantes em habitats onde as plantas alimentares preferidas estão presentes (VESTAL, 1913; ANDERSON, 1964; PRUESS, 1969). Isto também foi observado na área deste estudo: os gafanhotos que consomem predominantemente ervas dicotiledôneas (texto do Apêndice 1) foram encontrados até 20m afastados da borda da mata (PASTO-SOMBRA) ou, menos freqüentemente, no sub-bosque (MATA), onde plantas dicotiledôneas foram mais abundantes. Gafanhotos graminívoros (Apêndice 2) ocorreram na região mais aberta e distante da mata, onde predominaram gramíneas (Figura 6).

A freqüência de consumo de *H. suaveolens*, *E. mollis*, Malvales e demais plantas no campo foi significativamente diferente nos gafanhotos coletados na FAIXA A em comparação àquela dos gafanhotos coletados na FAIXA B (Tabela 26), ou seja, houve variação espacial perpendicular à borda da mata. Os gafanhotos da FAIXA B consumiram *H. suaveolens* com menor freqüência e as plantas restantes com maior freqüência que os gafanhotos da FAIXA A.

As diferenças, no perfil de consumo de discos foliares no laboratório, entre gafanhotos coletados na FAIXA A versus aqueles coletados na FAIXA B (Figura 20) não foram estatisticamente significativas nas COMBINAÇÕES I e II (MANOVA), e provavelmente não o

TABELA 26: Número de observações de fragmentos fecais das plantas enumeradas em gafanhotos *A. dilecta*, conforme a FAIXA em que foram coletados. Hipótese nula: não há diferença na frequência de consumo das plantas entre gafanhotos coletados em diferentes FAIXAS.

Espécie de planta	Número de observações	
	FAIXA A	FAIXA B
<i>Elephantopus mollis</i>	8	10
<i>Hyptis suaveolens</i>	11	1
Malvales [2]	4	8
demais plantas [2]	8	11

Qui-quadrado = 10,35; g.l.: 3; $P = 0,016 *$

* Significativo a 5%

[1] SIEGEL (1981)

[2] Ver Tabela 5

foram na COMBINAÇÃO III. Da mesma forma não houve diferença significativa na área total consumida por gafanhotos coletados na FAIXA A *versus* gafanhotos coletados na FAIXA B (ANOVA, Figura 21). A amplitude de dieta individual não diferiu entre gafanhotos coletados na FAIXA A ou B, tanto em ensaios com discos foliares (número de gafanhotos que consumiram 1 ou 2 *versus* 3 ou 4 espécies de planta) nem quanto ao número de plantas ingeridas no campo (1 *versus* mais de 1 espécie, teste qui-quadrado).

As diferenças observadas entre as dietas de campo de gafanhotos coletados na FAIXA A e na FAIXA B não estão relacionadas à distribuição espacial das plantas, ao menos na escala investigada, já que não houve diferença estatística na abundância de

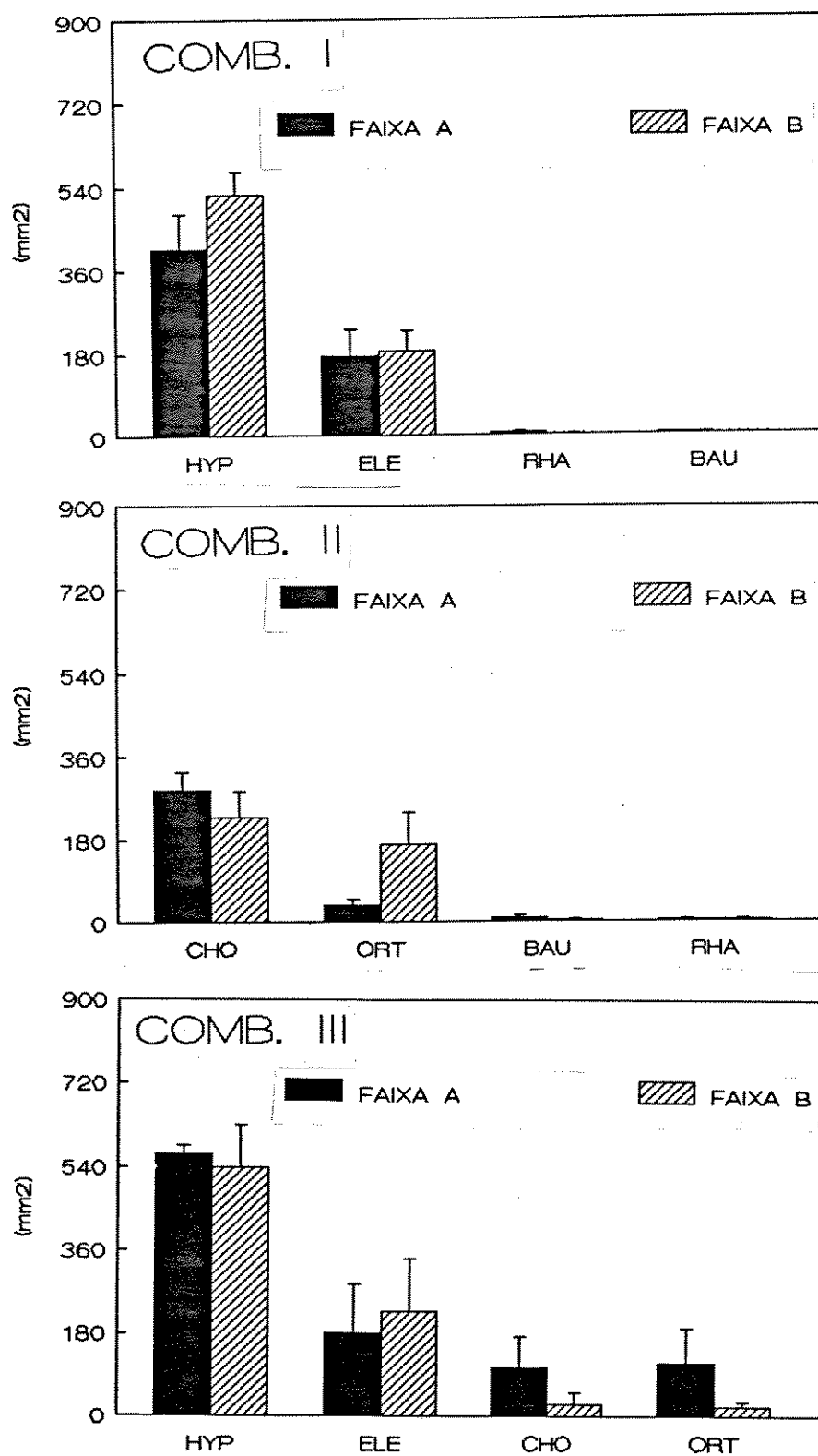


FIGURA 20: Preferência alimentar em laboratório, medida como Area consumida (mm²), de *A. dilecta* coletados na FAIXA A e aqueles coletados na FAIXA B, nas 3 COMBINAÇÕES.

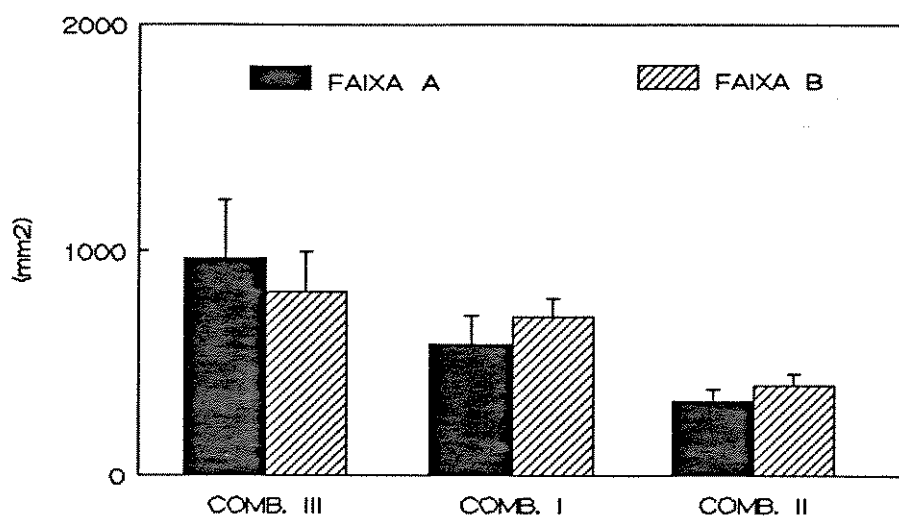


FIGURA 21: Área total consumida das quatro plantas oferecidas em 3 COMBINAÇÕES, por gafanhotos coletados na FAIXA amostral A ou na FAIXA amostral B.

plantas entre FAIXAS. As diferenças na frequência de consumo refletem, portanto, diferenças de preferência alimentar durante um período diário. Como no laboratório os gafanhotos coletados em uma das FAIXAS não apresentaram preferência alimentar diferente daqueles coletados na outra FAIXA há duas alternativas: as diferenças de dieta no campo não são reais, já que a preferência dos gafanhotos não é diferente, e o resultado estatístico encontrado se deve a erro do tipo I ou as diferenças de preferência alimentar entre gafanhotos de cada uma das 2 FAIXAS são significativas e não foram detectadas nos ensaios laboratoriais por não terem sido abrangidas plantas importantes, como Malvales. As diferenças podem estar relacionadas à variação espacial na qualidade, por exemplo composição química das plantas, como foi observado em relação à composição de terpenos em populações de *H. suaveolens* (QUEIROZ et alii, 1990).

3.8. SEXO E TAMANHO

A dieta de fêmeas não foi diferente da de machos no campo (Tabela 27), assim como a amplitude de dieta, tanto individualmente (Tabela 28) como no conjunto dos gafanhotos analisados, não foi diferente entre sexos. Parece não haver, portanto, separação de nicho de alimentação entre machos e fêmeas de *A. dilecta*.

BEN HALIMA et alii (1985) encontraram diferenças entre as dietas de fêmeas e machos de gafanhotos *Docostaurus maroccanus*. Os autores, entretanto, não testaram esta hipótese estatisticamente. Dessa forma seus resultados só podem ser entendidos como tendências, que precisam ser confirmadas.

FRY, JOERN e PARKER (1978), analisando as proporções de Graminae C3 versus C4, encontraram diferença pequena de dieta entre machos e fêmeas.

Fêmeas consumiram maior quantidade das plantas preferidas, *H. suaveolens* e *E. mollis* na COMBINAÇÃO I, *Chomelia* sp e *O. angustifolius* na COMBINAÇÃO II, que machos, mantendo, entretanto, a ordem de preferência alimentar inalterada.

O sexo esteve associado ao tamanho, devido ao dimorfismo sexual apresentado por *A. dilecta*. A quantidade de alimento ingerida esteve positivamente correlacionada com o tamanho dos indivíduos, o que é esperado por leis físicas (LOMNICKI, 1988). Fêmeas, maiores do que os machos, ingeriram maior área total média por ensaio (teste t, Figura 22), da mesma forma como gafanhotos grandes, com comprimento de fêmur maior ou igual a 12 milímetros,

TABELA 27: Número de observações de fragmentos fecais das plantas enumeradas, encontrados entre 69 indivíduos *A. dilecta*, machos ou fêmeas. Hipótese nula: não há diferença na frequência de consumo das plantas entre sexos.

Espécie de planta	Número de observações	
	FEMEAS	MACHOS
<i>Elephantopus mollis</i>	21	10
<i>Hyptis suaveolens</i>	14	7
Malvales	12	6
Gramineae	6	3
demaís plantas	20	10

Qui-quadrado = 0,012; g.l.: 4; P = 1,00 NS
NS: Não significativo

ingeriram área total significativamente maior que gafanhotos pequenos por ensaio (teste t). Estas diferenças foram mantidas nas duas épocas (Tabela 29).

Nas COMBINAÇÕES I e III fêmeas e machos apresentaram a mesma ordem de preferência alimentar (Figura 23). Na COMBINAÇÃO III, apesar de fêmeas terem sido menos seletivas que machos (Figura 23) esta diferença não foi significativa (MANOVA).

3.9. VARIAÇÃO INDIVIDUAL

Nos ensaios laboratoriais com discos foliares ocorreram 2 tipos de comportamento alimentar: metade dos gafanhotos foi "consistente", ingerindo maior área foliar da mesma espécie de planta em 3 ensaios sucessivos enquanto os outros indivíduos apresen-

TABELA 28: Número de indivíduos, fêmeas ou machos, de *A. dilecta*, com fragmentos de uma, 2 ou mais de 2 espécies de planta em suas fezes. Hipótese nula: o número de fêmeas que ingeriram 1, 2, ou mais de 2 plantas é igual ao número de machos que ingeriram 1, 2, ou mais de 2 plantas.

Número de plantas	Número de indivíduos	
	FEMEAS	MACHOS
1	22	19
2	13	4
>2	8	3

Qui-quadrado = 3,23; g.l.: 2; $P = 0,20$ NS
 NS: Não significativo

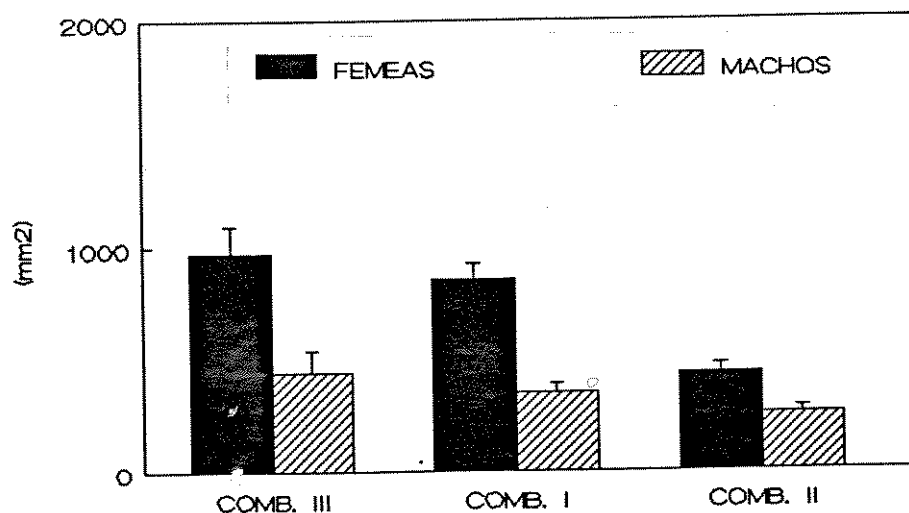


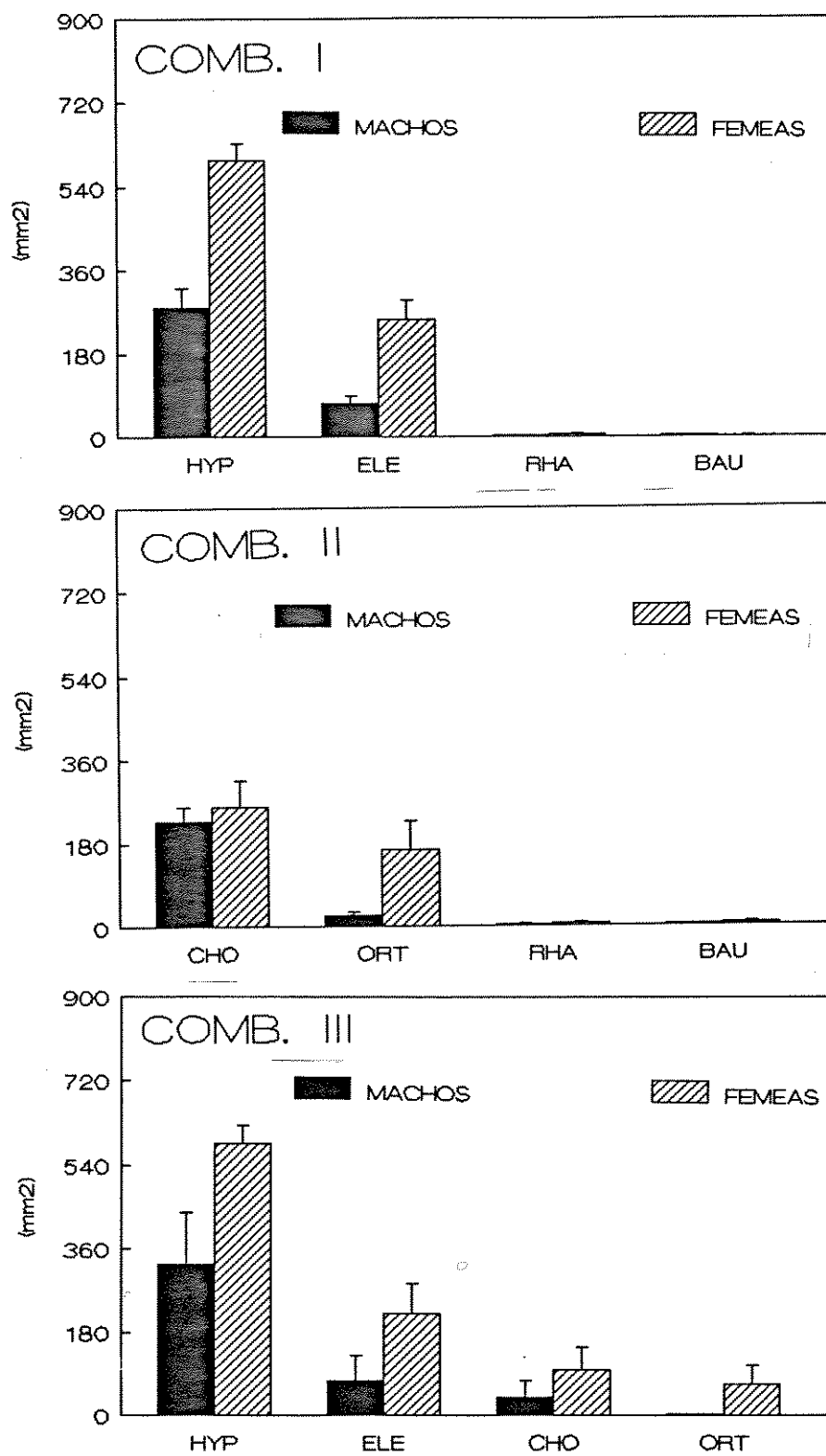
FIGURA 22: Área total consumida das quatro plantas oferecidas nas 3 COMBINAÇÕES, por fêmeas ou machos *A. dilecta*.

TABELA 29: Área total consumida (mm²) de discos foliares de quatro espécies de planta por gafanhotos *A. dilecta*, nas COMBINAÇÕES I, II e III, incluindo os indivíduos sem replicação.

COMBINAÇÃO	EPOCA	SEXO	N	MEDIA	DESVIO
III	CHUVA	FEMEAS	6	971	308
		MACHOS	2	444	137
I	SECA	FEMEAS	6	601	239
		MACHOS	7	336	112
	CHUVA	FEMEAS	24	849	282
		MACHOS	8	420	207
II	SECA	FEMEAS	5	436	28
		MACHOS	7	240	68
	CHUVA	FEMEAS	16	499	256
		MACHOS	3	263	237

foi "consistente", ingerindo maior área foliar da mesma espécie de planta em 3 ensaios sucessivos enquanto os outros indivíduos apresentaram alternância de planta preferida. Isto poderia ser um caracter comportamental significativamente diferente entre indivíduos. No entanto nem sempre os mesmos indivíduos apresentaram o mesmo padrão de consistência quando submetidos a diferentes COMBINAÇÕES (Tabela 30). Isto mostra que as diferenças de comportamento encontradas são, muito provavelmente, variação intra-individual e não inter-individual.

Os gafanhotos consistentes convergiram na escolha da espécie preferida em cada COMBINAÇÃO, o que reforça a hipótese de



2

FIGURA 23: Área consumida (mm²), entre gafanhotos machos e fêmeas, nas 3 COMBINAÇÕES.

TABELA 30: Número de gafanhotos que ingeriram maior área da mesma espécie de planta em todos os ensaios de cada indivíduo, em todas as COMBINAÇÕES a que foram submetidos (CONSIST.), número de indivíduos que alternaram a espécie de planta mais consumida entre ensaios da mesma COMBINAÇÃO, em todas as COMBINAÇÕES a que foram submetidos (ALTERN.), e número de insetos que apresentaram comportamento consistente em uma das COMBINAÇÕES e comportamento alternante na outra (SEM PADRÃO).

COMBINAÇÕES	PADRÃO DE PREFERENCIA ALIMENTAR		
	CONSIST.	ALTERN.	SEM PADRÃO
I, II	7	3	5
I, II, III	1	-	-
I, III	1	-	-

ausência de variação inter-individual. Houve apenas uma ocasião em que os gafanhotos de preferência consistente divergiram na escolha da planta preferida: na CHUVA, na COMBINAÇÃO II. Isto pode representar manifestação de variação inter-individual quando da alteração de características de determinado item alimentar. Para confirmar esta hipótese seria necessário acompanhar o comportamento dos mesmos indivíduos nas 2 épocas, o que não foi possível neste trabalho.

Análise gráfica dos resultados dos ensaios com discos foliares, com os indivíduos que foram submetidos a 3 replicações, não revelaram variação inter-individual: as amplitudes de variação intra-individual, representadas graficamente por barras verticais unindo valores de área consumida de discos foliares da espécie mais preferida em cada COMBINAÇÃO, em mm² ou % de área total

consumida (ver item 2.8, Figuras 24 e 25), se interceptaram entre indivíduos. Mesmo indivíduos que apresentaram respostas divergentes da maioria e de amplitude de variação pequena (e.g. i# 4 na Figura 24 ou i # 14 e 16 na Figura 25) não mantiveram este padrão nas 2 formas de análise, área *versus* % (i# 4 na Figura 25, i# 14 e 16 na Figura 24).

Apenas na COMBINAÇÃO II, na CHUVA, foi observado um indivíduo que manteve tanto em área foliar consumida como em % divergência do conjunto de gafanhotos aliada à reduzida amplitude de variação (i# 13, Figuras 26 e 27). Justamente neste período ocorreu uma inversão na ordem de preferência alimentar em comparação com a SECA (item 3.6). Alguns indivíduos apresentaram preferência consistente por *O. angustifolius*, o que não ocorreu na SECA (Figura 28). Isto poderia ser uma manifestação de variação inter-individual, com indivíduos "apreciadores de *O. angustifolius*" amostrados na CHUVA. No entanto a preferência alimentar pode variar muito no mesmo indivíduo, de uma COMBINAÇÃO para outra e as alterações não são as mesmas entre indivíduos: quando comparada a preferência alimentar por *H. suaveolens* e por *E. mollis* nos mesmos gafanhotos, submetidos à COMBINAÇÃO I *versus* III (Figura 29).

Na COMBINAÇÃO I não foram analisadas as respostas em relação à *E. mollis*, porque estas respostas são complementares àquelas já analisadas para *H. suaveolens*, pois a quantidade ingerida das outras 2 plantas da COMBINAÇÃO foi muito pequena. O mesmo se aplica à COMBINAÇÃO II, em relação as duas plantas mais comidas, *versus* plantas quase não consumidas.

Em outro fitófago invertebrado, um caramujo, foram

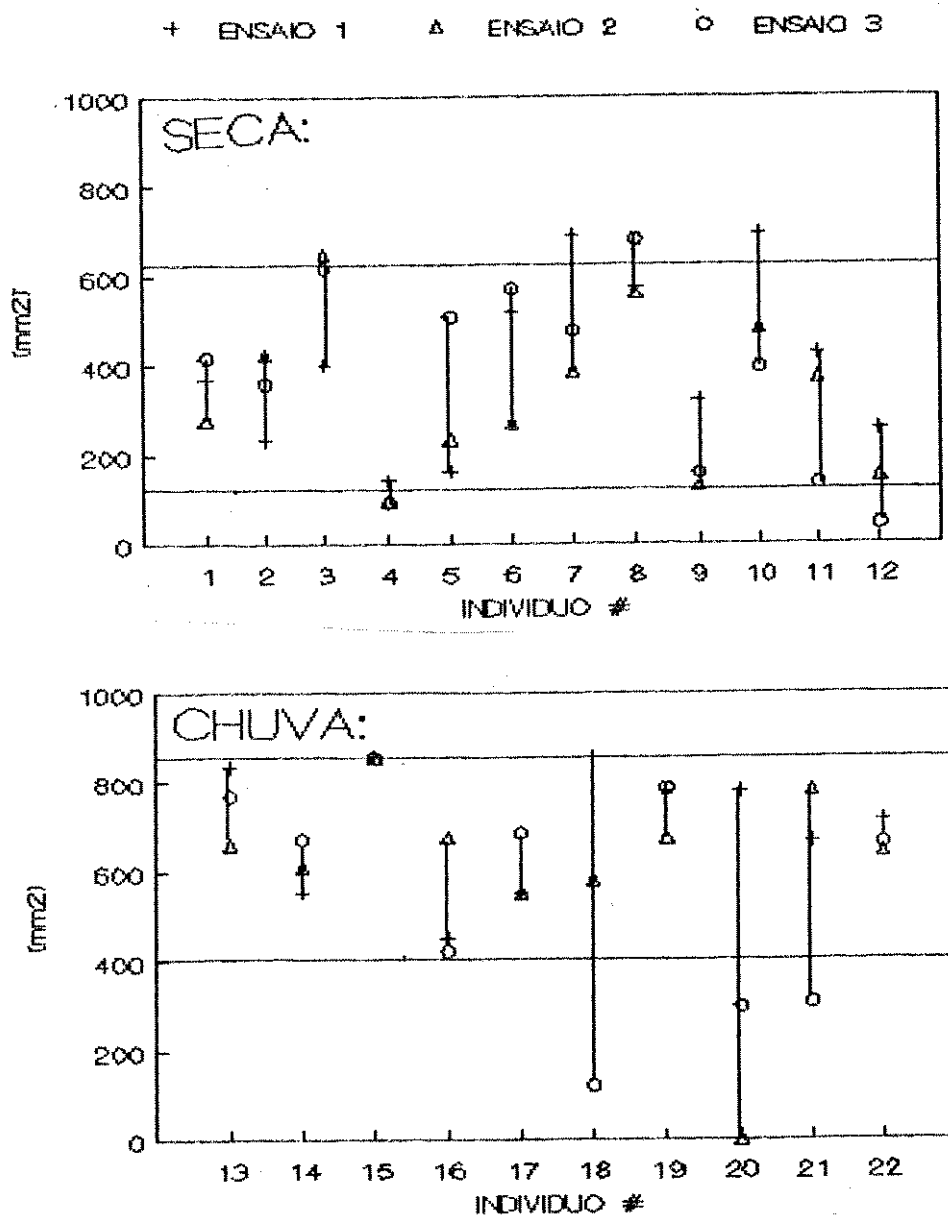


FIGURA 24: Área foliar consumida de *H. suaveolens* na COMBINAÇÃO I, na SECA e na CHUVA, em 3 ensaios para cada um de 22 gafanhotos (# 1 a # 22). As barras verticais são a amplitude de variação intra-individual; os traços horizontais passam pelas medianas dos indivíduos com respostas mais extre-mas, ou seja, estimam a variação intra-populacional.

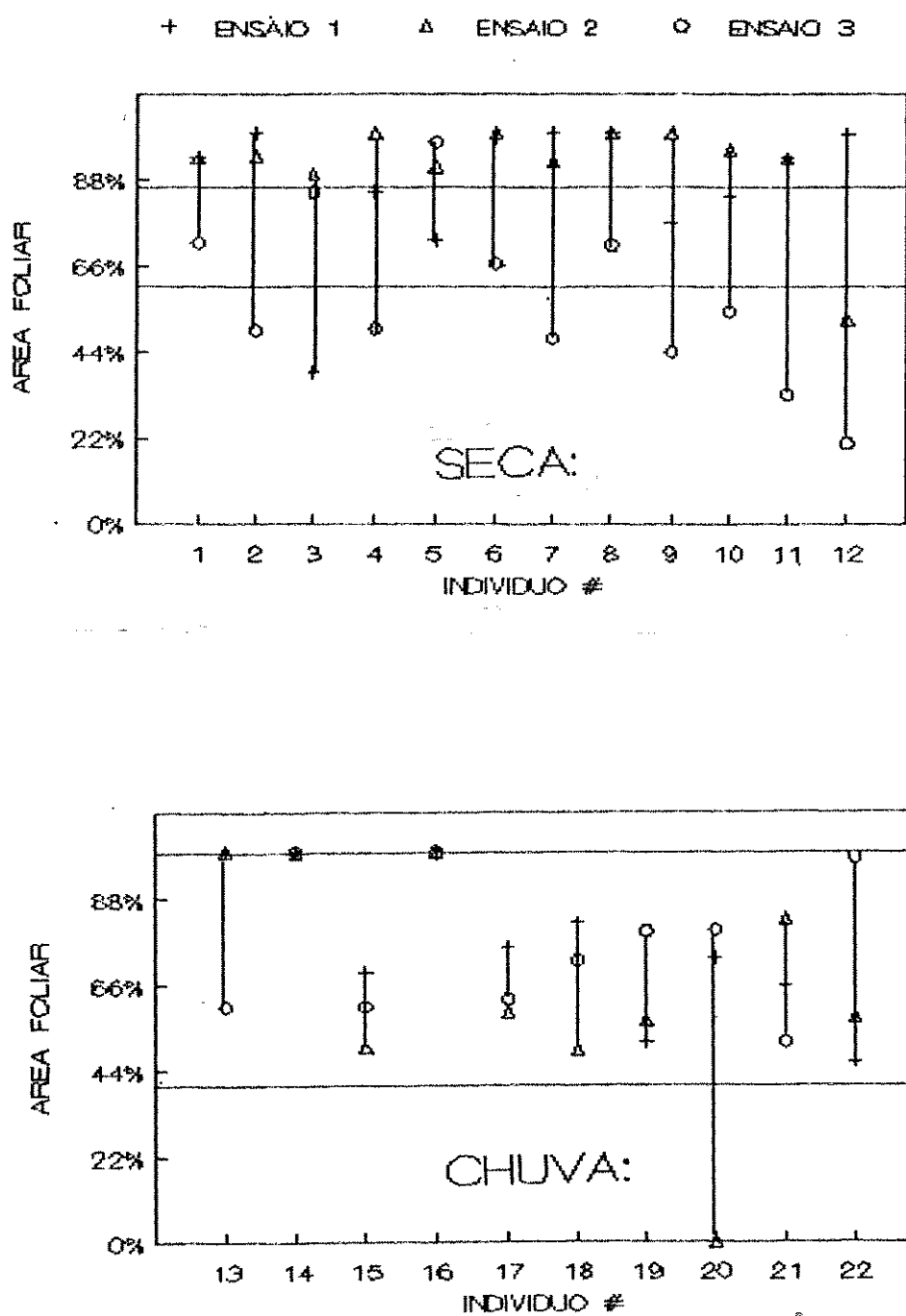


FIGURA 25: Percentagem de área foliar consumida de discos foliares de *H. suaveolens* em relação à área total consumida em cada ensaio, na COMBINAÇÃO I, na SECA e na CHUVA.

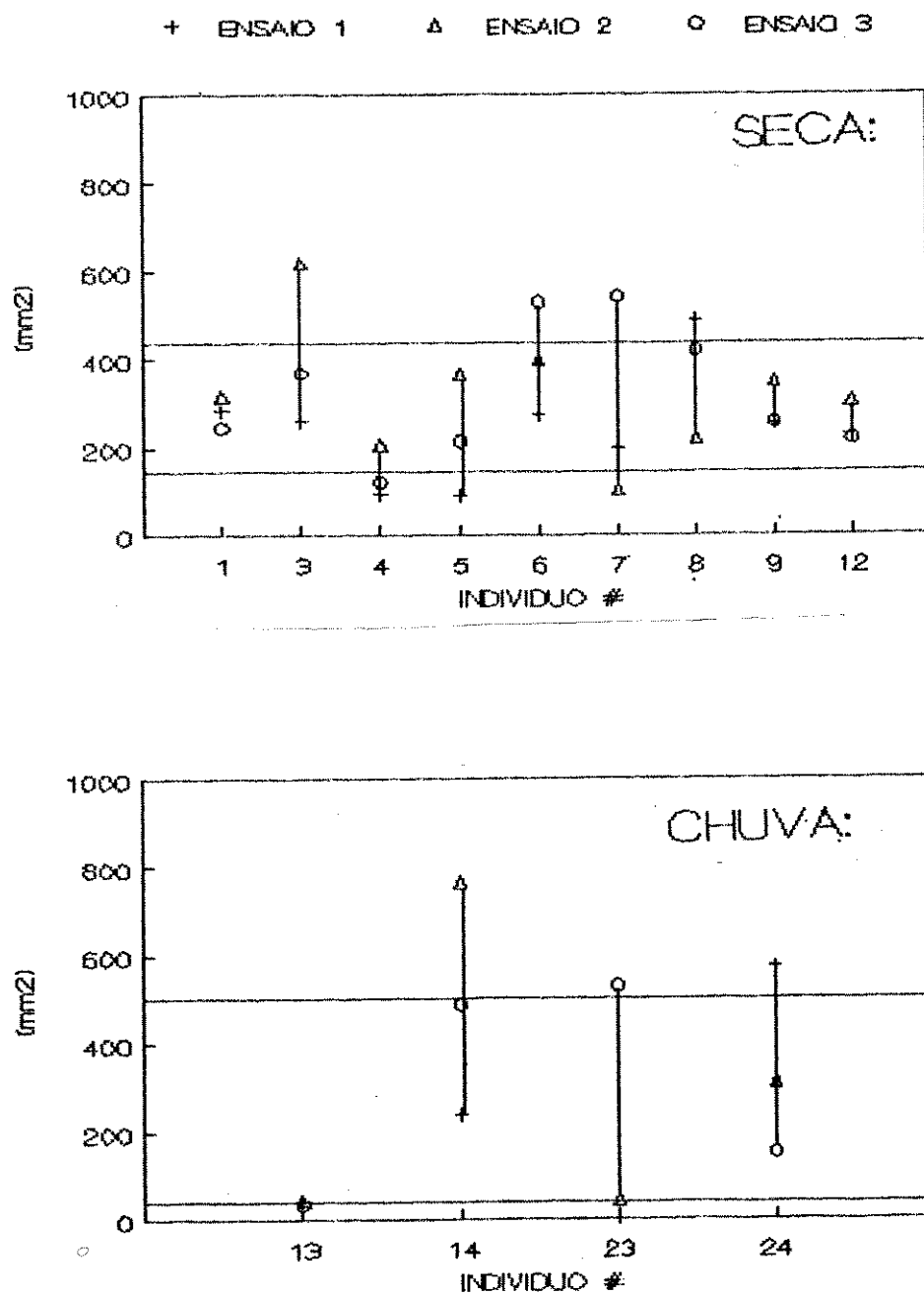


FIGURA 26: Área foliar consumida de *Chomelia* sp na COMBINAÇÃO II, na SECA e na CHUVA, em 3 ensaios para cada um de 13 gafanhotos (# 1 a # 24).

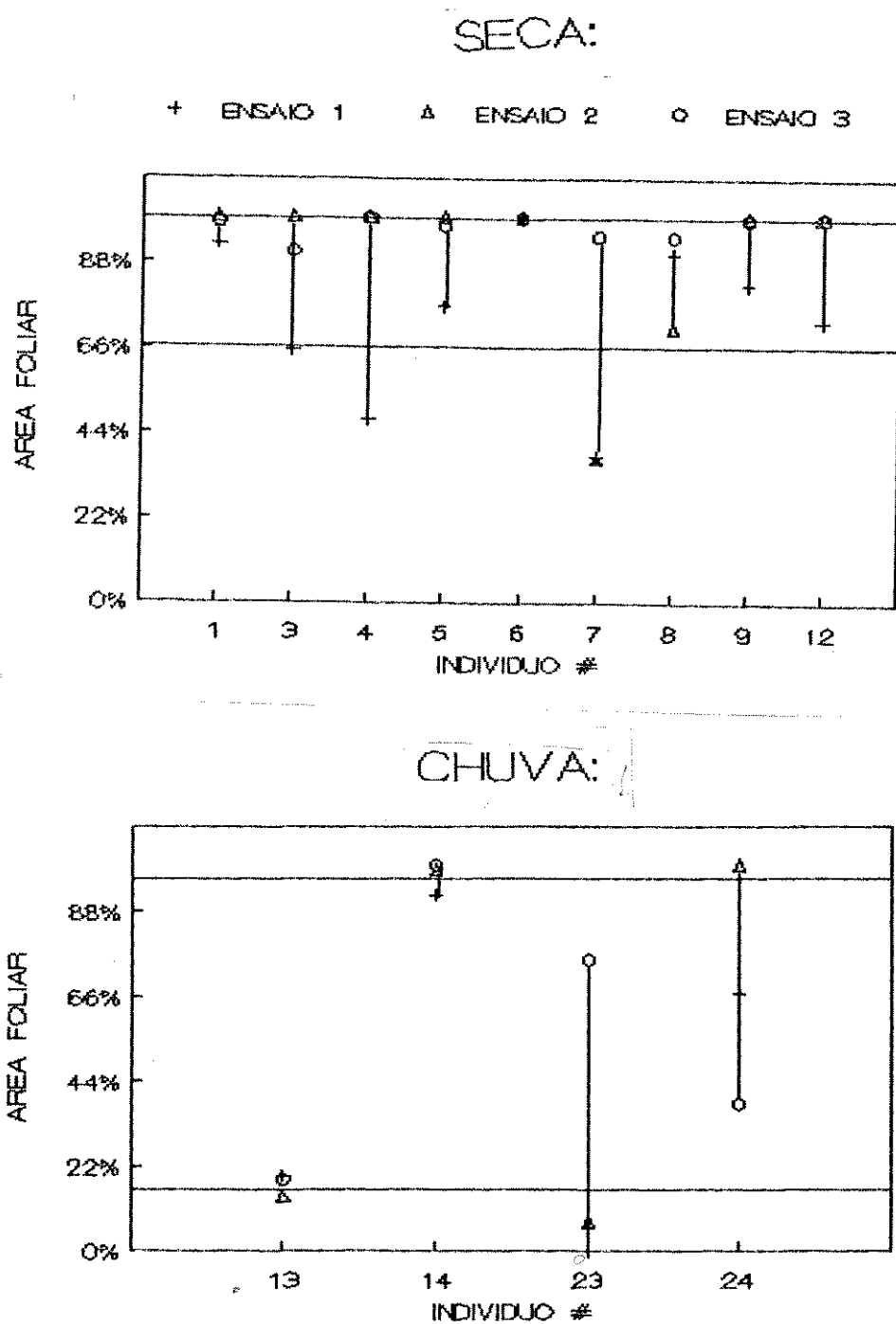


FIGURA 27: Percentagem de área foliar consumida de *Chomelia* sp em relação à área total consumida, na COMBINAÇÃO II, na SECA e na CHUVA. .1m7

observados indivíduos com escolha alimentar divergente da maioria (DIRZO, 1980). WALL & BEGON (1987) propuseram que diferenças individuais, em gafanhotos, podem se manifestar apenas quando da ocorrência de competição (intra-específica). Dessa forma esperar-se-ia que as diferenças, se as houvesse, surgissem em época de escassez de recursos, na SECA.

A observação de variação inter-individual maior em período de maior disponibilidade (ou qualidade) de alimento é esperada por extensão da teoria de dieta ótima, embora a teoria preveja ausência de variação individual. Por um lado a dieta populacional se reduz pela concentração do forrageio sobre os itens mais proveitosos e exclusão de itens menos proveitosos (PYKE, 1984). Por outro lado, caso haja diferenças de performance em diferentes itens alimentares, a maior disponibilidade e/ou qualidade possibilita a cada indivíduo escolher o item onde tem o melhor desempenho.

JAENIKE (1990) propõem que variação genética local em uso de planta hospedeira é neutra e não-adaptativa e que a variação encontrada dentro de uma população é fruto de plasticidade fenotípica. Na SECA os dados para *A. dilecta* são perfeitamente congruentes com esta proposição, inclusive pela grande plasticidade manifestada pelos gafanhotos em laboratório e pelas variações aparentes de consistência de preferência alimentar, que se revelaram componentes de variação intra-individual. Na CHUVA nossos resultados não são tão claros e, embora não sejam conclusivos, sugerem a ocorrência de diferenças inter-individuais significativas.

FRY, JOERN e PARKER (1978), encontraram diferença

individual de até 1,6% em gafanhotos graminívoros oligófagos (que comem plantas C3 ou C4) e diferenças maiores em "generalistas".

Na SECA os gafanhotos apresentaram, na COMBINAÇÃO I, uma redução na preferência por *H. suaveolens* no terceiro ensaio (Figura 25) e aumento da preferência por *E. mollis* (Figura 30). Isto não se repetiu na CHUVA; por isto é provável que este comportamento esteja relacionado a alguma alteração nas folhas de *H. suaveolens* e/ou *E. mollis*, quando deste ensaio. Como este ensaio foi feito no momento mais acentuado da SECA, a disponibilidade de folhas, em especial de *H. suaveolens*, foi muito reduzida, e as folhas encontradas foram pequenas, foi necessário combinar fragmentos de mais de uma folha para completar a área foliar de cada disco, o que levou a grande manipulação do material e parece ter reduzido o efeito fagoestimulante ("apetência") destas folhas para os gafanhotos.

Foram observadas convergências de preferência alimentar em determinadas replicações, em todas as COMBINAÇÕES experimentais. Alguns poucos indivíduos divergiram deste padrão. Houve convergência de preferência alimentar por *H. suaveolens* na COMBINAÇÃO I, na SECA, para 100%, no segundo ensaio (Figura 31). Na CHUVA houve convergência, na preferência alimentar por *H. suaveolens*, de 5 dentre 10 gafanhotos, no segundo ensaio, em torno de 60% (Figura 32), com 5 gafanhotos divergentes.

Na COMBINAÇÃO II também observamos convergência na preferência pela planta mais comida na SECA (Figura 34), nos segundo e terceiro ensaios.

Na COMBINAÇÃO III também houve convergência de preferência alimentar (por *H. suaveolens*) no segundo ensaio, em torno de 60% (Figura 34).

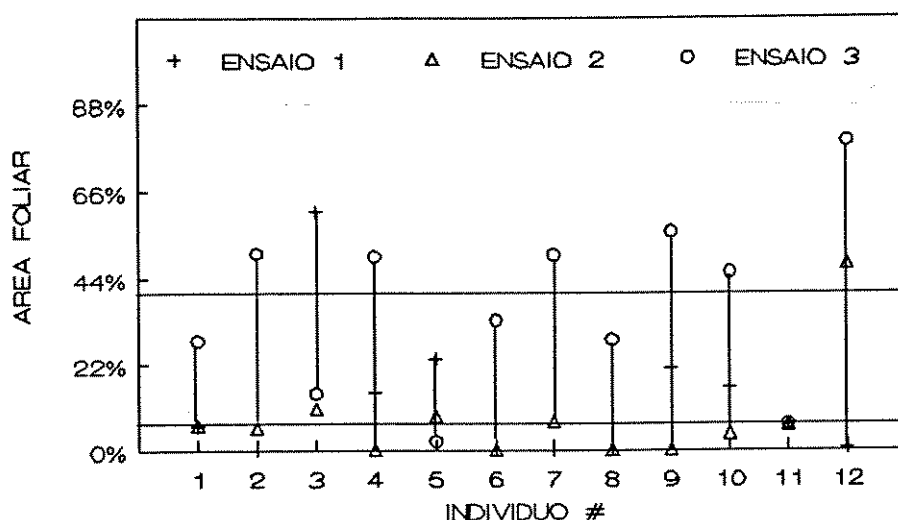


FIGURA 30: Percentagem de Area foliar comida de *E. mollis* em relação à área total comida em cada ensaio, na COMBINAÇÃO I, na SECA.

Os pontos de convergência observados nos perfis de preferência alimentar individual não corresponderam a convergências de área comida (Figura 35 e 36).

Isto não representa um tipo de variação inter-individual porque os mesmos indivíduos que divergiram em uma COMBINAÇÃO convergiram em outras. A convergência deve representar resposta dos gafanhotos a fatores externos, não controlados nos experimentos, e não alterou a ordenação de preferências alimentares.

Os perfis de percentagem de área comida, por *A. dilecta*, de cada uma das plantas oferecidas, em cada uma das replicações, em sequência cronológica, para cada indivíduo, não apresentaram tendência de acentuar qualquer resposta, por aumento de área comida em plantas preferidas, ou diminuição de consumo nas plantas pouco

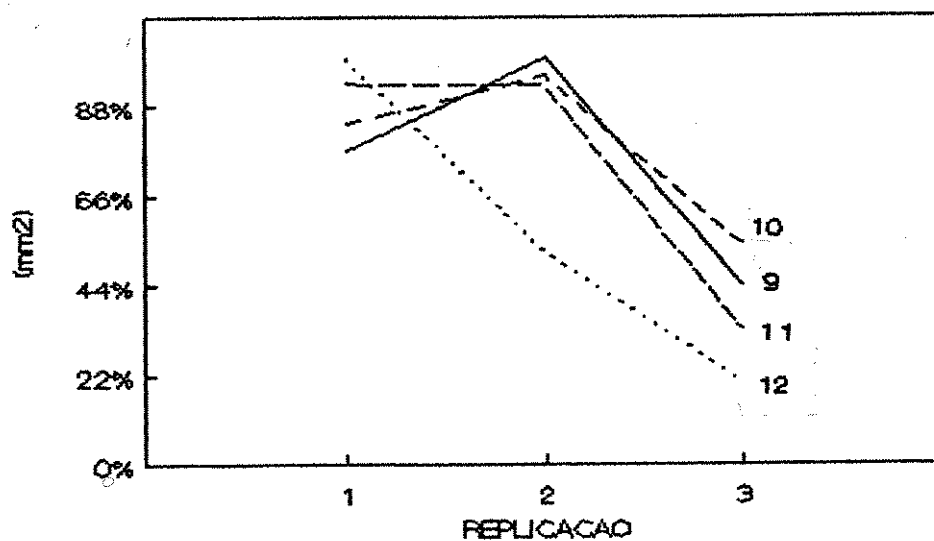
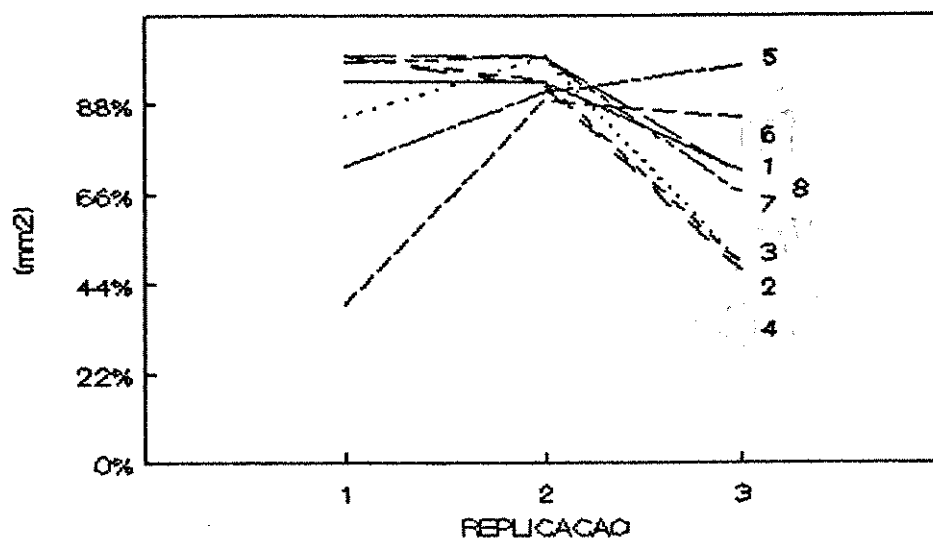


FIGURA 31: Perfil de preferência alimentar (percentagem de área foliar comida) de *A. dilecta* por *H. suaveolens*, na combinação experimental I, na SECA.

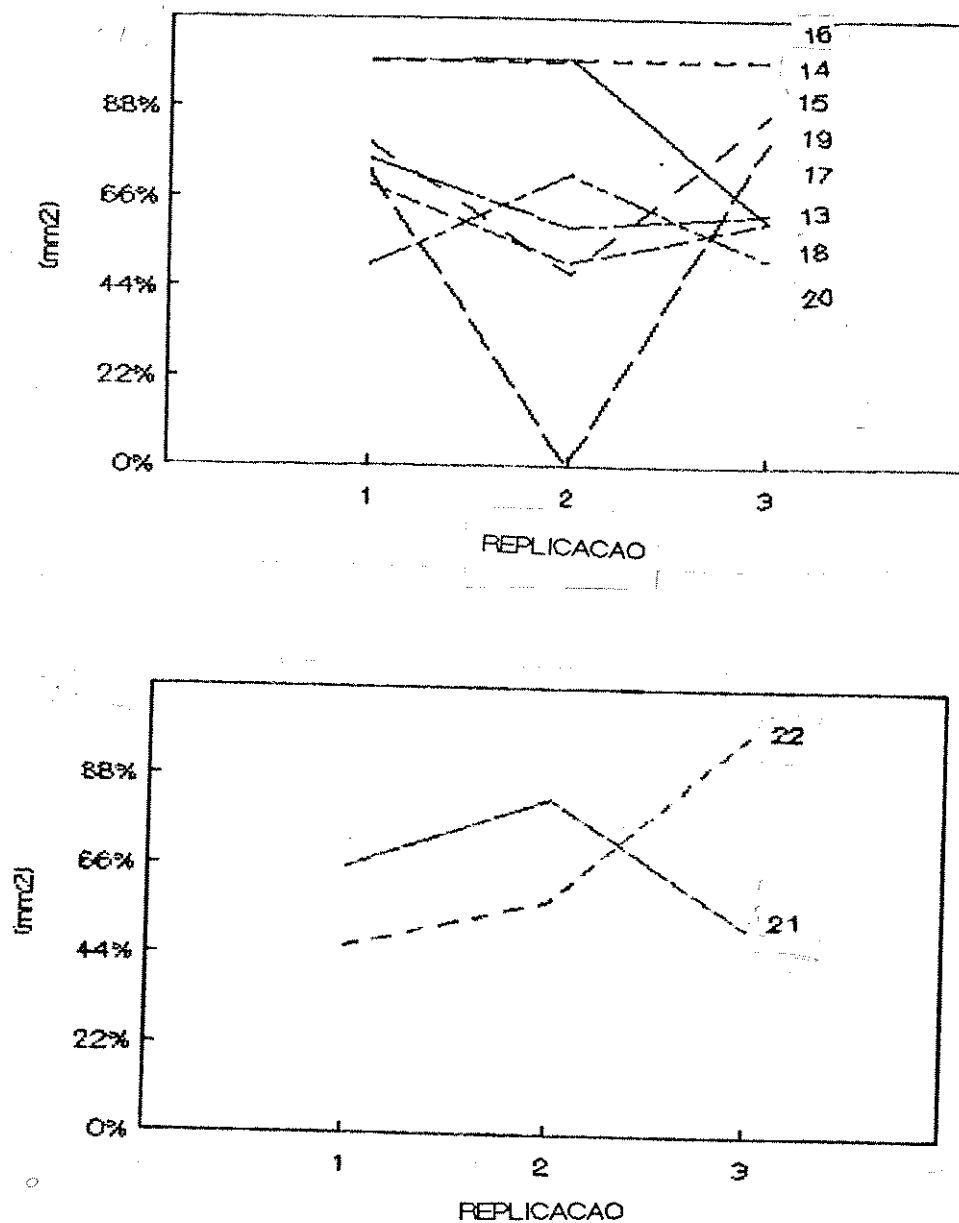


FIGURA 32: Perfil de preferência alimentar (percentagem de área foliar comida) de *A. dilecta* por *H. suaveolens*, na COMBINAÇÃO experimental I, na CHUVA.

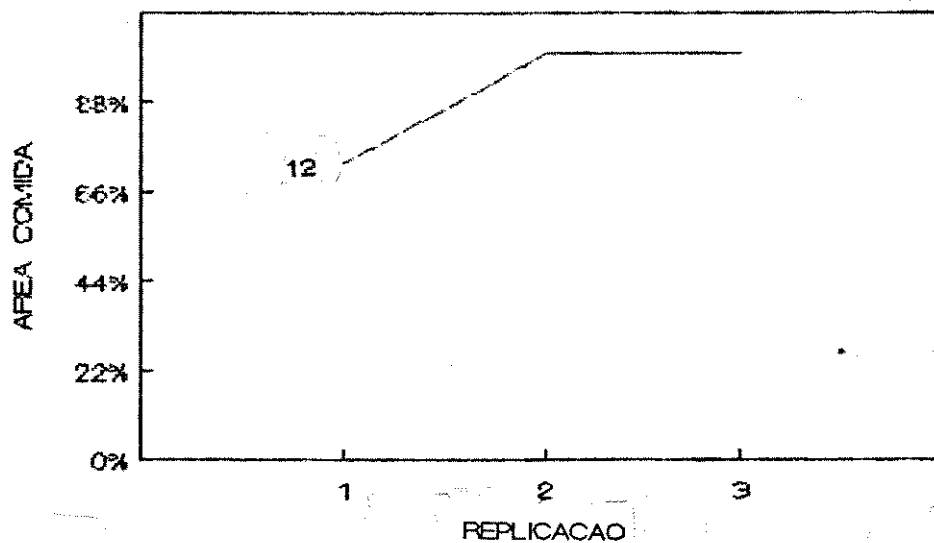
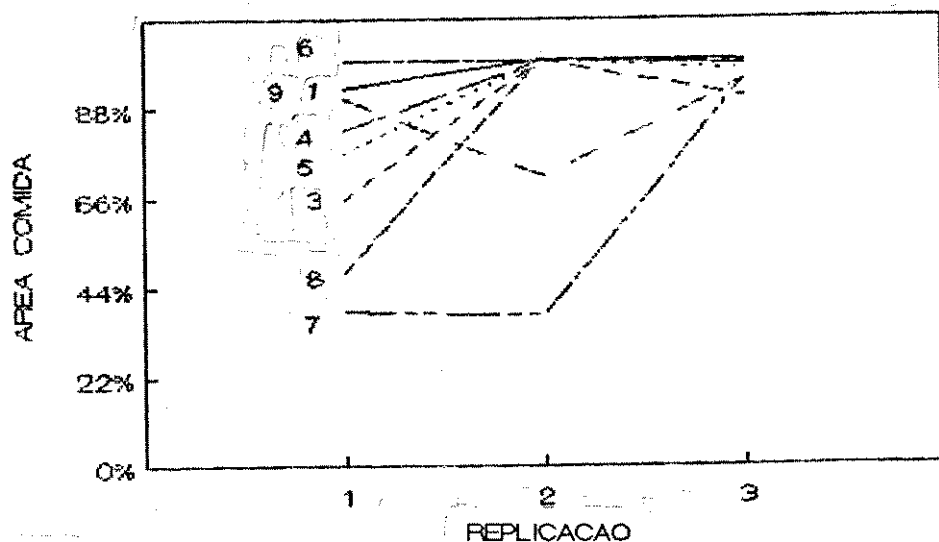


FIGURA 33: Perfil de preferência alimentar (percentagem de área foliar comida) de *A. dilecta* por *Chomelia* sp, na combinação experimental II, na SECA.

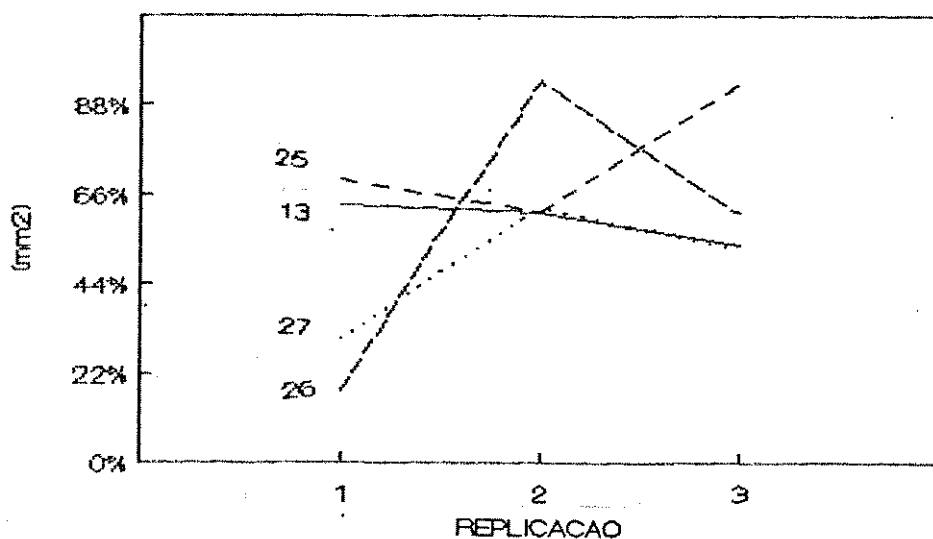


FIGURA 34: Perfil de preferência alimentar (percentagem de área foliar comida) de *A. dilecta* por *H. suaveolens*, na COMBINAÇÃO III.

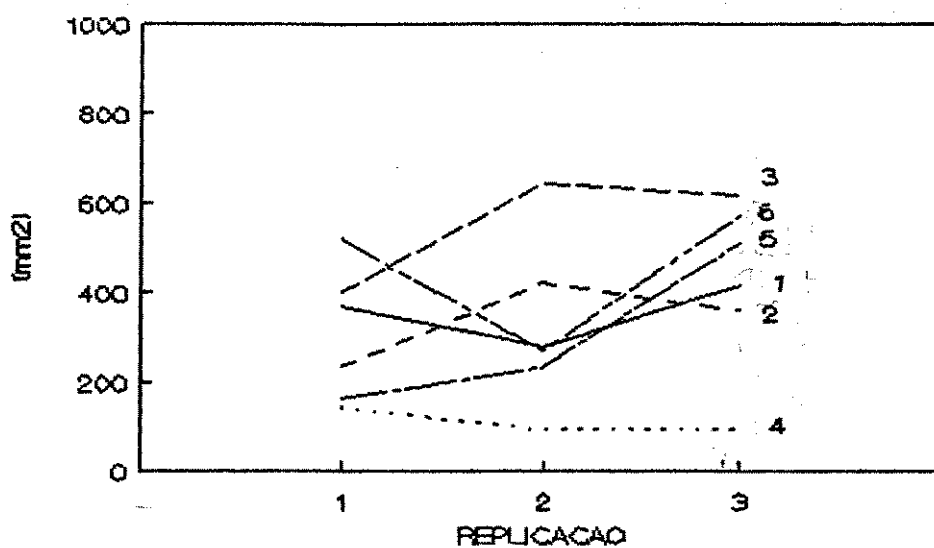


FIGURA 35: Perfil de área comida (mm²) de *H. suaveolens* por 8 gafanhotos *A. dilecta* (indivíduos #1 a #8) em 3 ensaios subsequentes, com a COMBINAÇÃO I.

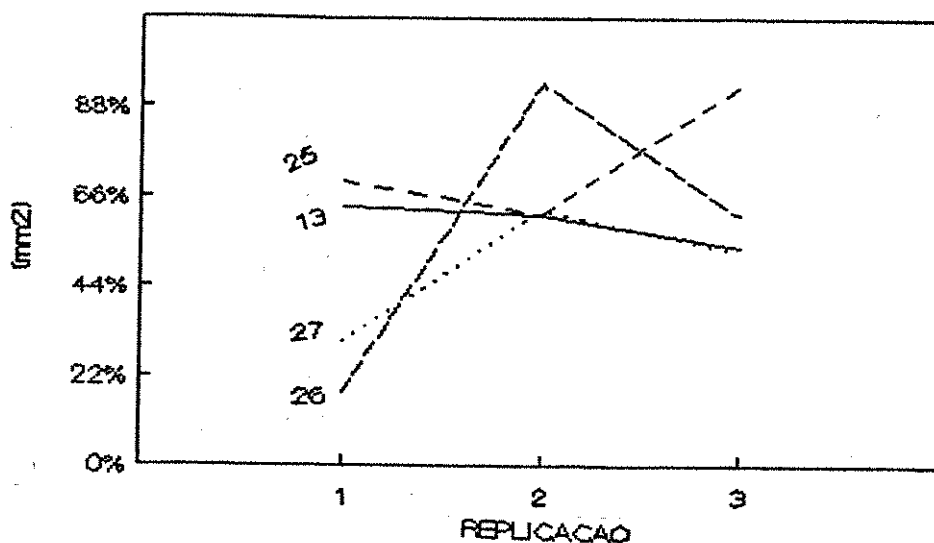


FIGURA 36: Perfil de preferência alimentar (percentagem de área foliar comida) de *A. dilecta* por *H. suaveolens*, na COMBINAÇÃO III.

comidas. Isto mostra que não ocorreu aprendizado de rejeição ou de aceitação entre as replicações, nas condições deste estudo. Não podemos concluir pela ausência de aprendizado em *A. dilecta* por que, como os ensaios não foram planejados para investigar ocorrência de aprendizado e/ou habituação, a sequência de ensaios foi aleatória, para cada indivíduo, podendo estar dois ensaios subsequentes, de uma determinada COMBINAÇÃO, intermeados por ensaio com outra COMBINAÇÃO.

4. CONCLUSÕES

1. Na CHUVA (pico da estação chuvosa) as condições ambientais (possivelmente disponibilidade hídrica) favoreceram a produção de folhas em todas as espécies de planta estudadas, pois houve aumento de área foliar em relação à SECA (início da estação chuvosa).
2. Fêmeas de *A. dilecta* foram mais abundantes e preponderantemente maiores que machos.
3. *A. dilecta* tem dieta mista, ingerindo pelo menos 15 espécies de plantas dicotiledôneas, compreendendo pelo menos 10 famílias, e pelo menos uma espécie de gramínea, com frequência de consumo de 13%.
4. *A. dilecta* apresenta preferência alimentar no campo e no laboratório, por *Hyptis suaveolens* (Labiatae), seguida de *Elephantopus mollis* (Compositae).
5. Apenas determinadas espécies de planta, dentro de cada família, são consumidas pelos gafanhotos.
6. Cada gafanhoto ingere, individualmente, de 1 a 4 espécies de planta no campo, em um período de cerca de 24 horas, com média de 1.6 plantas, sendo que o número de gafanhotos que consomem abaixo ou acima deste valor se distribui de maneira aleatória, independente da espécie de planta ingerida.

7. Apesar de ampliar o número de espécies vegetais consumidas no laboratório em comparação com o campo *A. dilecta* mantém a rejeição de determinadas espécies, mesmo quando submetido a jejum prévio.
8. *A. dilecta* parece se alimentar, no campo, predominantemente de plantas herbáceas ou sub-arbustivas, de área aberta, apesar de consumir folhas de espécies arbóreas em laboratório. Sugerimos que isto esteja relacionado à altura das folhas no campo.
9. O número de espécies consumidas pelo conjunto de gafanhotos assim como o número de plantas consumidas por cada indivíduo não se alterou significativamente entre épocas, embora tenhamos encontrado indicações de que a dieta populacional de *A. dilecta* seja mais restrita na SECA.
10. Os gafanhotos consumiram individualmente maior número de espécies quando as folhas estiveram mais fagoestimulantes (nos ensaios com discos foliares da COMBINAÇÃO que incluiu 4 espécies preferidas em comparação com as outras COMBINAÇÕES e na CHUVA, em comparação com a SECA).
11. Não houve diferença no número ou proporção de espécies de planta ingeridas entre sexos, tanto no campo como no laboratório. Fêmeas consumiram maior quantidade (área foliar) que machos no laboratório, o que foi atribuído a seu maior tamanho corporal.
12. As frequências de consumo no campo foram diferentes para gafanhotos coletados em diferentes zonas da mesma área. Esta diferença não se manifestou em laboratório.

13. Os gafanhotos consumiram maior área total (somatória das 4 plantas oferecidas) por ensaio na COMBINAÇÃO que incluiu 4 plantas preferidas. Da mesma forma foi ingerida maior área total na CHUVA que na SECA, o que foi atribuído a alguma alteração física ou físico-química nas folhas produzidas naquela época.
14. Os gafanhotos alternaram a espécie de planta mais consumida (área foliar) entre repetições do mesmo ensaio.
15. Ocorreu uma inversão na ordem de preferências alimentares de uma das COMBINAÇÕES da SECA para a CHUVA: *Chomelia* sp, preferida à *O. angustifolius* na SECA, foi menos consumida que *O. angustifolius* na CHUVA. Isto se deu por um aumento de consumo de *O. angustifolius*, sem aumento no consumo de *Chomelia* sp. Aventamos a hipótese de que as alterações que ocorreram na maioria das plantas experimentais, herbáceas, entre épocas, não ocorreram nas folhas de *Chomelia* sp devido a seu porte arbóreo e conseqüente independência de disponibilidade hídrica na camada superficial do solo.
16. Encontramos indicações de que ocorra variação inter-individual de preferência alimentar na CHUVA e não na SECA, o que atribuímos à maior disponibilidade e qualidade de recursos, aliada a diferenças inter-individuais de dieta ótima.

5. RESUMO

Este estudo teve por objetivo comparar a dieta e preferência alimentar de gafanhotos *A. dilecta* com a disponibilidade de recursos no campo, em duas épocas de abundâncias diferentes de plantas e analisar a variação individual na preferência alimentar dos gafanhotos, em uma área de pastagem e borda de mata, em São José do Rio Preto, SP.

A preferência alimentar dos gafanhotos foi investigada em laboratório, oferecendo-se quatro discos foliares de seis espécies vegetais encontradas no campo, em três COMBINAÇÕES de quatro plantas: COMBINAÇÃO I : *Bauhinia bongardii* (Leguminosae), *Elephantopus mollis* (Compositae), *Hyptis suaveolens* (Labiatae) e *Rhamnidium elaeocarpum* (Rhamnaceae); COMBINAÇÃO II : *B. bongardii*, *Chomelia* sp (Rubiaceae), *Orthopappus angustifolius* (Compositae) e *R. elaeocarpum*; COMBINAÇÃO III: *E. mollis*, *Chomelia* sp, *H. suaveolens* e *O. angustifolius*. A dieta foi determinada a partir da análise, em microscópio óptico, das fezes dos gafanhotos, recolhidas após a coleta dos animais no campo. A disponibilidade de recursos foi estimada por amostragem, com transetos em linha, da abundância das plantas utilizadas nos ensaios com discos foliares, na área de estudo, em duas épocas: SECA (início da estação chuvosa) e CHUVA (pico da estação chuvosa). Foram estabelecidas duas subdivisões espaciais na área de estudo: FAIXA A e FAIXA B.

Houve aumento na abundância de folhas da SECA para a CHUVA em todas as espécies de planta investigadas, sem alteração na abundância relativa destas plantas.

Os gafanhotos ingeriram, no campo, pelo menos 15 espécies de plantas distintas, pertencentes a pelo menos 10 famílias distintas, entre elas Compositae (59%), Labiateae (30%), Malvales (uma ou mais famílias: 26%) e Graminae (13%). Foram encontradas evidências de que os gafanhotos apresentam preferência alimentar no campo por *H. suaveolens* em relação a *E. mollis*, as duas plantas mais frequentemente ingeridas, assim como o fizeram em laboratório. A ordem de preferência alimentar dos gafanhotos determinada em laboratório foi *H. suaveolens* > *E. mollis* > *Chomelia* sp > *O. angustifolius*. *R. elaeocarpum* e *B. bongardii* foram muito pouco consumidas e não foram ingeridas no campo, assim como *O. angustifolius*.

A. dilecta parece se alimentar, no campo, de plantas herbáceas ou sub-arbustivas, de área aberta, apesar de consumir plantas arbóreas de mata em laboratório.

Não houve alteração no número de espécies ingeridas nem ocorreu alteração na dieta entre épocas nem entre sexos.

Os gafanhotos consumiram maior quantidade das mesmas plantas na CHUVA em relação à SECA e na COMBINAÇÃO III, que incluiu as 4 plantas preferidas, em relação as outras COMBINAÇÕES. *Chomelia* sp foi a única planta cujo consumo não aumentou na CHUVA, o que levou a uma inversão na ordem de preferências alimentares entre épocas.

Não encontramos evidências de variação inter-individual. Foi observada diferença na dieta de campo entre gafanhotos coletados na FAIXA A versus FAIXA B, mas isto não ocorreu em laboratório.

6. SUMMARY

The purpose of this research is : to compare the diet and feeding preference of the grasshopper *A. dilecta* with the resource availability in the field in two periods of time with distinct plant abundance as well as to analyse the individual variation in feeding preference.

The feeding preference of this insect species was measured in laboratory experiments where four leaf discs of distinct plant species were offered during 24 hours to individual grasshoppers. There were three combinations of four plant species each: COMBINATION I: *Auhinia bongardii* (Leguminosae), *Elephantopus mollis* (Compositae), *Myrtis suaveolens* (Labiatae) and *Rhamnidium elaeocarpum* (Rhamnaceae); COMBINATION II: *B. bongardii*, *Chomelia* sp (Rubiaceae), *Orthopappus angustifolius* (Compositae) and *R. elaeocarpum*; COMBINATION III: *E. mollis*, *Chomelia* sp, *H. suaveolens* and *O. angustifolius*. The diet was investigated by excrement analysis in the optic microscope after the grasshoppers were collected from the field.

The field study was conducted in a pasture at the border of a wood area in São José do Rio Preto, State of São Paulo. The plant abundance was estimated by linear transects, in two periods: DROUGHT (beginning of the rainy season) and RAIN (peak of the rainy season). The research area was divided in two ZONES (A and B). The abundance of all plant species was found to be higher in DROUGHT than in RAIN but no difference in relative abundance was detected.

Each individual grasshoppers consumed one or more of 15 distinct plant species in the field, distributed in 10 families: Compositae (59%), Labiateae (30%), Malvales (one or more families: 26%), Graminae (13%), other families (14%). The grasshoppers presented feeding preference for *H. suaveolens* over *E. mollis* in the field, as well as in the laboratory. The feeding preference order determined in the lab was *H. suaveolens* > *E. mollis* > *Chomelia* sp > *O. angustifolius*. *R. ealaeocarpum* and *B. bongardii* were almost not eaten in the lab and, together with *O. angustifolius*, weren't eaten at all in the field. *A. dilecta* apparently feeds on herbaceous or sub-arboreous plants from open areas rather than arboreous plants, from the wood area in the field, although they feed on the later in the lab.

There was no difference in the number of plant species eaten nor in the diet between periods nor between males versus females, although the females were bigger than males and consumed grater quantities of food. In the lab the grasshoppers consumed greater quantities of the same plant species in RAIN than in DROUGHT as well as in that COMBINATION were there were four preferred plant species (III) to the other two. There was an exception: the grasshoppers did not consume more of *Chomelia* sp an arboreal species, in DROUGHT compared to RAIN.

There was no evidence of inter-individual variation in feeding preference. The field diet of grasshoppers found in ZONE A differed from that of the insects in ZONE B, but this did not occur in the lab.

6. BIBLIOGRAFIA

- ABE, T. Cellulose centred perspective on terrestrial community structure. *Oikos*, 60(1): 127-133, 1991.
- ABISGOLD, J.D. & SIMPSON, S.J. The physiology of compensation by locusts for changes in dietary protein. In: LABEYRIE, V.; FABRE, G. & LACHAISE, D. (eds.) *Insects - plants*. Dordrecht, Dr. W. Junk Publ., 1987. pp. 363
- ACHENBACH, H. STOECKER, M. & CONSTENLA, M.A. Flavanoid and other constituents of *Bauhinia manca*. *Phytochem.*, 27(6): 1835-1842, 1988.
- AHMED, A.A.; MABRY, T.J. & MATLIN, S.A. Quercitin 3-glycosides from the leaves of *Solanum nigrum*. *Phytochem.*, 28(6): 1755-1758, 1989.
- ALLAN, J.D.; BARTHOUSE, L.W.; PRESTBYE, R.A. & STRONG, D.R. On foliage arthropod communities of Puerto Rican second growth vegetation. *Ecology*, 54(3): 628-632, 1973.
- ALLAN, P.H. *The rain forests of Golfo Dulce*. Editora desconhecida. Sem data.
- AMEDEGNATO, C. Les genres d'Acridiens néotropicaux: leur classification par familles, sous-familles et tribus. *Acrida*, 4: 193-203, 1975.

- AMEDEGNATO, C. & DESCAMPS, M. Evolution des populations d'orthoptères d'amazone du nord-ouest dans les cultures traditionnelles d'origine anthropique. *Acrida*, 9 (1): 1-33, 1980.
- AMEDEGNATO, C. & DESCAMPS, M. Etude comparative de quelques peuplements acridiens de la forêt néotropicale. *Acrida*, 9 (4): 171-216, 1981.
- AMEDEGNATO, C. & DESCAMPS, M. Dispersal centers of the Amazonian acridids. *Acta Amazônica*, 12 (1): 155-165, 1982.
- ANDERSON, N.L. Some relationships between grasshoppers and vegetation. *Ann. Entomol. Soc. America*, 57: 736-742, 1964.
- ANDERSON, T.W. An introduction to multivariate statistical analyses. New York, John Wiley & Sons, 1958. 374p.
- ASKEW, R.R. On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. *Trans. Soc. Br. Entomol.*, 14: 237-268, 1961.
- ATKINSON, D. & BEGON, M. Reproductive variation and adult size in two co-occurring grasshopper species. *Ecol. Entomol.*, 12: 119-127, 1987.
- ATSATT, P.R. & O'DOWD, D.J. Plant defence guilds. *Science*, 193: 24-29, 1976.
- BAILEY, C.G. & MUKERJI, M.K. Consumption and utilization of various host plants by *Melanoplus bivittatus* (Say) and *M. femurrubrum* (DeGeer) (Orthoptera: Acrididae). *Can. J. Zool.*, 54: 1044-1050, 1976.

- BAINES, D.M.; BERNAYS, E.A. & LEATHER, E.M. Movement of food through the gut of fifth-instar males of *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.). *Acrida*, 2: 319-332, 1973.
- BARBOSA-FILHO, J.M.; YOSHIDA, M & GOTTLIEB, D.R. Lignoids from *Nectandra amazonum* and *N. glabrescens*. *Phytochem.*, 28(7): 2231-2233, 1989.
- BARCHA, S.F. Aspectos geológicos e províncias hidrogeológicas da formação Bauru na região norte-ocidental do estado de São Paulo. Tese de Livre-docência. Instit. Biociências e Letras, UNESP, S. J. Rio Preto, 1980.
- BARDON, A.; CATALAN, C.A.N.; GUTIERREZ, A.B. Glaucolides and related sesquiterpene lactones from *Vernonia incana*. *Phytochem.*, 29(1): 313-315, 1990.
- BARROSO, G.M.; PEIXOTO, A.L.; ICHASO, C.L.F.; COSTA, C.G.; GUIMARÃES, E.F. & DE LIMA, H.C. *Sistemática de angiospermas do Brasil*. Viçosa, UFV / Imprensa Univ., 1984.
- BEAVER, R.A. Host specificity of temperate and tropical animals. *Nature*, 281: 139-141, 1979.
- BECERRA, J.; GAETE, L.; SILVA, M.; BOHLMANN, F. & JAKUPOVIC, J. Sesquiterpenes from seeds of *Maytenus boaria*. *Phytochem.*, 26(11): 3073-3074, 1987.
- BECKER, P.; CASTILLO, A. Root architecture of shrubs and saplings in the understory of a tropical moist forest in lowland Panama. *Biotropica*, 22 (3): 242-249, 1990.

- BEGOSSI, A. & BENSON, W.W. Host plants and defense mechanisms in *Oedionychina* (Alticinae). In: JOLIVET, D.; PETIT-PIERRE, E. & HSIAO, T.H. (ed.) *Biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publ., 1988. Cap. 4, pp. 57-71
- BELOVSKY, G.E. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *Am. Nat.*, 124(1): 97-115, 1984.
- BEN HALIMA, T.; GILLON, Y. & LOUVEAUX, A. Utilisation des ressources trophiques par *Dosistaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) (Orthoptera: Acrididae): choix des espèces consommées en fonction de leur valeur nutritive. *Acta Oecologica (Oecol. General.)*, 5(4): 383-406, 1984.
- BEN HALIMA, T.; GILLON, Y. & LOUVEAUX, A. Specialisation trophique individuelle dans une population de *Dosistaurus maroccanus* (Orthoptera: Acrididae). *Acta Oecol. (Oecol. General.)*, 6(1): 17-24, 1985.
- BENNETT, L.V. Development of a desert locust plague. *Nature*, 256: 486-487, 1975.
- BERENBAUM, M.R. & ISMAN, M.B. Herbivory in holometabolous insects: contrasts between Orthoptera and Lepidoptera. *Experientia*, 45: 229-236, 1989.
- BERNAYS, E.A. The physiological control of drinking behavior in nymphs of *Locusta migratoria*. *Physiol. Entomol.*, 2: 261-273, 1977.

- BERNAYS, E.A. A specialized region of the gastric caeca in the locust, *Schistocerca gregaria*. *Physiol. Entomol.*, 6: 1-6, 1981.
- BERNAYS, E.A. & CHAPMAN, R.F. Deterrent chemicals as a basis of oligophagy in *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.*, 2, 1-18, 1977.
- BERNAYS, E.A. & CHAPMAN, R.F. Plant chemistry and acridoid feeding behaviour. In: HARBORNE, J.B. (ed.) *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. London, Academic Press, 1978. Cap. 5, pp. 99-141
- BERNAYS, E.A.; CHAPMAN, R.F.; HORSEY, J. & LEATHER, E.M. The inhibitory effect of seedling grasses on feeding and survival of Acridids (Orthoptera). *Bull. ent. Res.*, 64: 413-420, 1974.
- BERNAYS, E.A.; CHAPMAN, R.F.; MACDONALD, J. & SALTER, J.E.R. The degree of oligophagy in *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.*, 1: 223-230, 1976.
- BERNAYS, E. & GRAHAM, M. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, 69(4): 886-892, 1988.
- BERNAYS, E.A. & LEWIS, A.C. The effect of wilting on palatability of plants to *Schistocerca gregaria*, the desert locust. *Oecol.*, 70: 132-135, 1986.
- BERNAYS, E.A. & WOODHEAD, S. Plant phenols utilized as nutrients by phytophagous insect. *Science*, 216: 201-203, 1982.

- BETTOLO, G.B.M.; MARTA, M.; POMPINI, M. & BERNAYS, E.A. Flavan oxygenation pattern and insect feeding deterrence. *Biochem. Syst. Ecol.*, 14(2): 249-250, 1986.
- BIGGER, M. Oscillations of tropical insect populations. *Nature*, 259: 207-209, 1976.
- BLANEY, W.M. & CHAPMAN, R.F. The functions of the maxillary palps of acrididae (Orthoptera). *Entomol. exp. appl.*, 13: 363-376, 1970.
- BLUST, M.H. & HOPKINS, T.L. Feeding patterns of a specialist and a generalist grasshopper: electronic monitoring on their host plants. *Physiol. Entomol.*, 15: 261-267, 1990.
- BORROR, D.J. & DE LONG, D.M. *Introdução ao estudo dos insetos*. São Paulo, Edgard Blücher, 1988. 653p.
- BROWER, J.E. & ZAR, J.H. *Field & laboratory: methods for general ecology*. 2. ed. Dubuque, Wm. C. Brown, 1984. 226p.
- BUSKIRK, R.E. & BUSKIRK, W.H. Changes in arthropod abundance in a highland Costa Rican forest. *Am. Midl. Nat.*, 95: 288-299, 1976.
- CARBONELL, C.S. Origin, evolution, and distribution of neotropical acridomorph fauna (Orthoptera): a preliminary hypothesis. *Rev. soc. Argentina*, 36 (1-4): 153-175, 1977.
- CARBONELL, C.S.; MESA, A. & CONDUTTA, V.L. Systematics and karyotype of the grasshopper *Ommalotettix* and *Abracris*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 132: 279-284, 1980.

- CARTA DO BRASIL, 1:50.000. Depto. Geografia, Fund. Inst. Bras. Geog. Estat., Minist. Plan., Coord. Geral, 1965. Estat., Minist. Plan, Coord. Geral, 1965.
- CARROLL, C.R. & HOFFMAN, C.A. Chemical feeding deterrent mobilized in responses to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science*, 209: 414-416, 1980.
- CHAPMAN, R.F. The structure and wear of the mandibles in some african grasshoppers. *Proc. Zool. Soc. London*, 142: 107-121, 1964.
- CHAPMAN, R. F. Sensory aspects of host-plant recognition by Acridoidea: questions associated with the multiplicity of receptors and variability of response. *J. Insect Physiol.*, 34(3): 167-174, 1988.
- CHEN, C.-M.; CHEN, Z.-T.; HONG, Y.-L. A mansonome from *Helicteres angustifolia*. *Phytochem.*, 29(3): 980-982, 1990.
- COCHRAN, W.G. & COX, G.M. *Experimental designs*. New York, John Wiley & Sons, 1950. 454p.
- COLEY, P.D. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*, 284: 545-546, abr. 1980.
- COLEY, P.D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monog.*, 53(2): 209-233, 1983.
- COOK, A.G. Nutrient chemicals as phagostimulants for *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.*, 2: 113-121, 1977.

- COSKUN, M.; SATAKE, T.; HORI, K.; SAIKI, Y. & TANKER, M.
Anthraquinone glycosides from *Rhamnus libanoticus*. *Phytochem.*,
29(6): 2018-2019, 1990.
- COURTNEY, S.P.; CHEN, G.K.; GARDNER, A. A general model for
individual host selection. *Oikos*, 55: 55-65, 1989.
- D'AGOSTINO, M.; DE SIMONE, F.; DINI, A.; RAMUNDO, E.; ZOLLO,
F. Flavanol glycosides from *Eupatorium tinifolium*. *Phytochem.*,
29(1): 353-354, 1990.
- DE CARVALHO, L.D'A.F. Revizão taxonômica das espécies de *Solanum* L.
das seções *Lepidotum* (Dun.) Seithe V. Hoff e *Cernum* Carv.
(Solanaceae). Dissertação de doutorado, Campinas (SP), Instit.
Biologia, Univ. Estadual Campinas. 1987.
- DE CARVALHO, M.G.; YOSHIDA, M.; GOTTLIEB, O.R. & GOTTLIEB, H.E.
Lignans from *Nectandra turbacensis*. *Phytochem.*, 26(1): 265-268,
1987.
- DENNO, R.F. & MC CLURE, M.S. (ed.) Variable plants and herbivores in
natural and managed systems. New York, Academic Press, 1983.
717p.
- DESCAMPS, M. Etude du peuplement acridien de l'état de Veracruz
(Mexique). *Folia Entomol. Mexicana*, 31-32: 3-98, 1975.
- DIAS, M.C. Estudos taxonômicos do gênero *Xylopia* L. (Annonaceae) no
Brasil extra-amazônico. Dissertação de mestrado, Campinas (SP),
Instit. Biologia, Univ. Estadual Campinas. 1988

- DIRZO, R. Experimental studies on slug-plant interactions: 1. The acceptability of thirty plant species to the slug *Agriolimax caruanae*. *J. Ecol.*, 68: 981-998, 1980.
- DIXON, A.F.G.; KINDLMANN, P.; LEPS, J. & HOLMAN, J. Why are there so few species of aphids, especially in the tropics. *Am. Nat.*, 129: 580-592, 1987.
- DODSON, C.H. & GENTRY, A.H. *Flora of the Rio Palenque science center Los Rios, Ecuador*. Ellie's Printing, 1978.
- EASTOP, V.F. Deductions from present day host plants of aphids and related insects. In: VAN EMDEN, H.F. *Insect / plant relationships*. Oxford, Blackwell, 1973. pp. 157-178
- EDWARDS, P.J. & WRATTEN, S.D. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*. São Paulo, EPU/EDUSP, 1981. 71p.
- EDWARDS, P.J. & WRATTEN, S.D. Ecological significance of wound-induced changes in plant chemistry. In: LABEYRIE, V.; FABRES, G. & LACHAISE, D. (ed.). *Insects - plants*. Dordrecht, Dr. W. Junk Publ., 1987. pp. 213-218
- ECOSOFT Inc. MICROSTATTM. Indianapolis, 1984.
- ELLIOT, J.M. Some methods for the statistical analyses of samples of benthic invertebrates, (2a. ed.). *Freshwater Biol. Assoc. Scient. Publ. (Ferry House)*, 25: 1-157, 1977.
- ELLIS, P.E.; CARLISLE, D.B. & OSBORNE, D.J. Desert locusts: sexual maturation delayed by feeding on senescent vegetation. *Science*, 149: 546-547, 1965.

- EMLEN, J.M. The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.*, **100**: 611-617, 1966.
- EMLEN, J.M. & EMLEN, M.G.R. Optimal choice in diet: test of a hypothesis. *Am. Nat.*, **109**: 427-435, 1975.
- ESAU, K. *Anatomia das plantas com sementes*. São Paulo, Edgard Blücher, 1974. 293p.
- EVANS, E.W.; ROGERS, R.A. & OPFERMANN, D.J. Sampling grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) on burned and unburned tallgrass prairie: night trapping vs. sweeping. *Environ. Entomol.*, **12** (5): 1449-1454, 1983.
- FAIRBAIRN, D.J. Factors influencing sexual size dimorphism in temperate waterstriders. *Am. Nat.*, **136** (1): 61-86, 1990.
- FIBGE (Fund. Inst. Bras. Geog. Estat.) *Atlas geográfico* (3a. ed.). Rio de Janeiro, FAE, 1986. 114p.
- FLUECK, H. Intrinsic and extrinsic factors affecting the production of secondary plant products. In: SWAIN, T. (ed.) *Chemical plant taxonomy*. New York, Academic Press, 1963. Cap. 7, pp. 167-186
- FOWLER, S.V. & LAWTON, J.H. Rapidly induced defences and talking trees: the devil's advocate position. *Am Nat.*, **126**(2): 181-195, 1985.
- FOX, L.R. & MORROW, P.A. Specialization: species property or local phenomenon? *Science*, **211**: 887-893, 1981.

- FREELAND, W.J. & JANZEN, D.H. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *Am. Nat.*, **108**: 269-289, 1974.
- FRY, B.; JOERN, A. & PARKER, P.L. Grasshopper food web analysis: use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology*, **59**(3): 498-506, 1978.
- FUTUYMA, D.J. Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. *Am. Nat.*, **110**(972): 285-292, 1976.
- FUTUYMA, D.J. Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. In: AHMAD, S. (ed.) *Herbivorous insects*. New York, Academic Press, 1983. pp. 227-244
- FUTUYMA, D.J. A evolução da associação com hospedeiras em insetos herbívoros. *Anais Simp. Int. Ecol. Evol. Herb. Trop.*, Campinas (SP), Univ. Estadual Campinas, 1988. pp. 108-109
- FUTUYMA, D.J. & GOULD, F. Association of plants and insects in a deciduous forest. *Ecol. Monog.*, **49**(1): 34-50, 1979.
- FUTUYMA, D.J. & MORENO, G. The evolution of ecological specialization. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **19**: 207-233, 1988.
- FUTUYMA, D.J. & PETERSON, S.C. Genetic variation in the use of resources by insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **30**: 217-238, 1985.
- GANGWERE, S.K. Notes on drinking and the need for water in Orthoptera. *Can. Entomol.*, **92**: 911-915, 1960.
- GANGWERE, S.K. The use of the mouthparts of Orthoptera during feeding. *Entomol. news*, **71**(8): 193-206, 1960.

- GANGWERE, S.K. A monograph on food selection in Orthoptera. *Trans. Amer. Ent. Soc.*, 87: 67-230, 1961.
- GANGWERE, S.K. Relationships between the mandibles, feeding behavior and damage inflicted on plants by the feeding of certain acridids (Orthoptera). *Mich. Entomol.*, 1: 13-16, 1966.
- GANGWERE, S.K. & RONDEROS, R.A. A synopsis of food selection in Argentine Acridoidea. *Acrida*, 4(4): 173-194, 1975.
- GASTON, K.J. & LAWTON, J.H. Patterns in the distribution and abundance of insect populations. *Nature*, 331: 709-712, 1988.
- GASTON, K.J. & LAWTON, J.H. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 58(3): 329-335, 1990.
- GASTON, K.J. & REAVEY, D. Patterns in the life histories and feeding strategies of British macrolepidoptera. *Biol. J. Linn. Soc.*, 37: 367-381, 1989.
- GILLESPIE, J.H. Natural selection for within-generation variance in offspring number. *Genetics*, 76: 601-606, 1974.
- GONZALEZ, F.J. & NEBERT, D.W. Evolution of the P450 gene superfamily: animal-plant "warfare", molecular drive and human genetic differences in drug oxidation. *Trends Genet.*, 6(6): 182-186, 1990.
- GOULD, F. Mixed function oxidases and herbivore polyphagy: the devil's advocate position. *Ecol. Entomol.*, 9: 29-34, 1984.

- HARTSHORN, G.S. & POVEDA, L.J. Checklist of trees. In: JANZEN, D.H. (ed.) *Costa Rican natural history*. Chicago, Univ. Chicago Press, 1983. pp. 158-163
- HASSELL, M.P. & SOUTHWOOD, T.R.E. Foraging strategies of insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 75-98, 1978.
- HAYES, J.L. A study of the relationships of diapause phenomena and other life history characters in temperate butterflies. *Am. Nat.*, 120: 160-170, 1982.
- HILTY, S.L. Flowering periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, 12(4): 292-306, 1980.
- HOEHNE, F.C. Aristolochiaceas. In: _____ *Flora brasílica* (Secret. Agric. Ind. Comércio S. Paulo / Inst. Botânica S. Paulo) Fascículo 6 (Vol. XV,II), 1927a.
- HOEHNE, F.C. Monographia ilustrada das Aristolochiaceas brasileiras. *Mem. Inst. Osvaldo Cruz*, Tomo XX, Fascículo 1, 1927b.
- HOUSE, H.L. Effects of different proportions of nutrients on insects. *Entomol. exp. appl.*, 12: 471-810, 1969.
- HURLBERT, S.H. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monog.*, 54(2): 187-211, 1984.
- INIGO, R.P.A.; DE IGLESIAS, D.I.A & CATALAN, C.A.N. Kämpferol 3- α -D-glucopyranoside-7- α -L-rhamnopyranoside from *Erythroxylon cuneifolium*. *Phytochem.*, 27(4): 1230-1231, 1988.

- ISELY, F.B. Correlation between mandibular morphology and food specificity in grasshoppers. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **37**: 47-67, 1944.
- JAENIKE, J. Host specialization in phytophagous insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **21**: 243-273, 1990.
- JAGO, N.D. & ROWELL, C.H.F. *Rhachicreagra* (Acrididae: Ommatolampinae): forest grasshoppers from Central America with unique aedeagal asymetry. *Syst. Entomol.*, **6**(2): 179-219, 1981.
- JAKUPOVIC, J.; JIA, Y.; ZDERO, C.; WARNING, V.; BOHLMANN, F. & JONES, S.B. Germacranolides from *Elephantopus* species. *Phytochem.*, **26**(5): 1467-1469, 1987.
- JANZEN, D.H. Sweep samples of tropical insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*, **54**: 687-708, 1973.
- JIAO, P.Y. & FANG, J.N. Studies on isolation, purification and structure of NCC-A of *Rhamnus heterophyllus*. *Acta Pharm. Sin.*, **24**(5): 353-356, 1989.
- JING, S.W. & COLEY, P.D. Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defence in *Acer negundo*. *Oikos*, **58**(3): 369-377, 1990.
- JOERN, A. Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): factors influencing diet specialization. *Oecol.*, **38**: 325-347, 1979.

- JOLY, A.B. *Botânica: introdução à taxonomia vegetal*. 5.ed. São Paulo, Cia. Ed. Nacional, 1979. 777p.
- JONES, C.G. & COLEMAN, J.S. Leaf disc size and insect feeding preference: implications for assays and studies on induction of plant defences. *Entomol. exp. appl.*, 47: 167-172, 1988.
- KAREIVA, P. Finding and loosing host plants by *Phyllotreta*: patch size and surrounding habitat. *Ecology*, 66(6): 1809-1816, 1985.
- KING, R.R; CALHOUN, C.A. & SINGH, R.P. 3,4-Di-O- and 2,3,4-tri-O-acylated glucose esters from the glandular trichomes of nontuberous *Solanum* species. *Phytochem.*, 27(12): 3765-3768, 1989.
- KLICK, S. & HERRMANN, K. Glucosides and glucose esters of hydroxybenzoic acids in plants. *Phytochem.*, 27(7): 2177-2180, 1988.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 2.ed. Oxford, Blackwell Univ. Press, 1984. 223p.
- LANDA, K. & RABINOWITZ, D. Relative preference of *Arphia sulphurea* (Orthoptera: Acrididae) for sparse and common prairie grasses. *Ecology*, 64(2): 392-395, 1983.
- LANGENHEIM, J.H.; CONVIS, C.L.; MACEDO, C.A. & STUBBLEBINE, W.H. *Hymenea* and *Copaifera* leaf sesquiterpenes in relation to lepidopteran herbivory in southeastern Brazil. *Biochem. Syst. Ecol.*, 14(1): 41-49, 1986.

- LAPIERRE, C.; JOUIN, D. & MONTIES, B. On the molecular origin of the alkali solubility of Graminae lignus. *Phytochem.*, 28(5): 1401-1403, 1989.
- LAWTON, J.H. & STRONG Jr., D.R. Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.*, 118(3): 1981.
- LEITÃO FILHO, H.F.; ARANHA, C. & BACHI, O. Plantas invasoras de culturas no estado de São Paulo. São Paulo, HUCITEC, 1972. 2 Vol, 597 p.
- LEE, J.C. & BERNAYS, E.A. Declining acceptability of a food plant for the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana*: the role of food aversion learning. *Physiol. Entomol.*, 13: 291-301, 1988.
- LEE, J.C. & BERNAYS, E.A. Food tastes and toxic effects: associative learning by the polyphagous grasshopper *Schistocerca americana* (Drury) (Orthoptera: Acrididae). *Anim. Behav.*, 39: 163- 173, 1990.
- LEE, J.C.; BERNAYS, E.A. & WRUBEL, R.P. Does learning play a role in host location and selection by grasshoppers? In: LABEYRIE, V.; FABRES, V. & LACHAISE, D. (eds.). *Insects - plants*. Dordrecht, Dr. W. Junk Publ., 1987. pp. 125-127
- LE GALL, P. Le choix des plantes nourricières et la spécialisation trophique chez les Acridoidea (Orthoptères). *Bull. Ecol.*, 20(3): 245-261, 1989.
- LEVINS, R. & MAC ARTHUR, R.H. An hypothesis to explain th incidence of monophagy. *Ecology*, 50: 910-911, 1969.

- LEWIS, A.C. Leaf wilting alters a plant species ranking by the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Ecol. Entomol.*, 7: 391-395, 1982.
- LEWIS, A.C. Plant quality and grasshopper feeding: effects of sunflower condition on preference and performance in *Melanoplus differentialis*. *Ecology*, 65(3): 836-843, 1984.
- LEWIS, A.C. & BERNAYS, E.A. Feeding behavior: selection of both wet and dry food for increased growth in *Schistocerca gregaria* nymphs. *Entomol. exp. appl.*, 37: 105-112, 1985.
- LEWIS, A.C. & VAN EMDEN, H.F. Assays for insect feeding. In: MILLER, J.R. & MILLER, T.A. (ed.) *Insect-plant interactions*. New York, Springer Verlag, 1986. pp. 95-120
- LEWONTIN, R.C. & LEVINS, R. On the characterization of density and resource availability. *Am. Nat.*, 134(4): 513-524, out. 1989.
- LIMA, A. da C. *Insetos no Brasil*. Rio de Janeiro, Esc. Nac. Agron., 1939-196.. 12 vol.
- LOMNICKI, A. *Population ecology of individuals*. Princeton, Princeton Univ. Press, 1988. 223p.
- LOPES, L.M. & BOLZANI, V. da S. Lignans and diterpenes of three *Aristolochia* species. *Phytochem.*, 27(7): 2265-2268, 1988.
- LOPES, L.M.; BOLZANI, V. da S.; TREVISAN, L.M.V. Clerodane diterpenes from *Aristolochia* species. *Phytochem.*, 26(10): 2781-2784, 1987.

- LORENZI, H. Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas, tóxicas e medicinais. Nova Odessa, Ed. do Autor, 1982. 425p.
- MAC ARTHUR, R.H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536, 1955.
- MAC ARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. On optimal use of a patchy environment. *Am.Nat.*, 100: 603-609, 1966.
- MADRELL, S.H.P. & GARDINER, B.O.C. The permeability of the cuticular lining of the insect alimentary canal. *J. exp. Biol.*, 85: 227-237, 1980.
- MAGALHÃES, A.F.; MAGALHÃES, E.G.; N. JUNIOR, V. & LEITÃO FILHO, H. F. Polyacetylenes from *Pterocaulon* species. *Phytochem.*, 28(9): 2497-2499, 1989.
- MARCONDES-FERREIRA NETO, W. *Aseidoseperma* Mart., nom. cons. (Apocynaceae): estudos taxonômicos. Dissertação de mestrado, Campinas (SP), Instit. Biologia, Univ. Estadual Campinas. 1988.
- MARINIS, G. de & CAMARGO, P.N. de. Problemas fitogeográficos de São José do Rio Preto (SP). *Ciênc. Cult.*, 16(2): 150-151, 1964.
- McLAIN, D.K. Resource patchiness and variation in the intensity of sexual selection in a resource defending polygynous insect species. *Oikos*, 47(1): 19-25, 1985.
- MARQUIS, R.J. & BRAKER, E. Influence of method of presentation on results of plant-host preference tests with two species of grasshopper. *Entomol. exp. appl.*, 40: 59-63, 1987.

- MAY, R.M. Preference and paradox. *Nature*, **303**: 16-17, mai. 1983.
- MATTSON, W.J. & HAACK, R.A. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience*, **37**(2): 110-118, 1987.
- McLAIN, D.K. Resource partitioning by three species of hemipteran herbivores on the basis of host plant density. *Oecol.*, **48**: 414-417, 1981.
- MESSANA, I.; FERRARI, F.; DE MORAES E SOUZA, M.A. & GÁCS-BAITZ, E. Levo-salzol, an isopimarine diterpene and a chalcone from *Hyptis salzmanii*. *Phytochem.*, **29**(1): 329-332, 1990.
- MESSINA, F.J. & ROOT, R.B. Association between leaf beetles and meadow goldenrods (*Solidago* spp.) in Central New York. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **73**(6): 641-646, 1980.
- MICHAUD, J.P. Conditions for the evolution of polyphagy in herbivorous insects. *Oikos*, **57**(2): 278-279, 1990.
- MILLBURN, P. Biotransformation of xenobiotics by animals. In: HARBORNE, J.B. (ed.) *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. London, Academic Press, 1978. Cap. 3, pp. 35-73
- MILLER, J.R. & MILLER, T.A. (ed.) *Insect-plant interactions*. New York, Springer Verlag, 1986. 342 p.
- MILLER, J.R. & STRICKLER, K.L. Finding and accepting host plants. In: BELL, W.J. & CARDE, R.T. *Chemical ecology of insects*. London, Chapman and Hall, 1984. Cap. 6, pp. 127-157

- MONNE, M.A. & ROPPA, O.A. Levantamento da fauna de Acridoidea (Orthoptera) da área sob influência da BR 364. Relatório final de atividades, programa polonorte: "Levantamento faunístico da área sob influência da BR 364 (Cuiabá-Porto-Velho)". Rio de Janeiro, Museu Nacional, UFRJ, nov. 1988.
- MONK, K.A. & SAMUELS, G.J. Mycophagy in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in Indo-Malayan rain forests. *Biotropica*, 22(1): 16-21, 1990.
- MORAES, M.P.L. & ROQUE, N.F. Diterpenes from the fruits of *Xylopia aromatica*. *Phytochem.*, 27(10): 3205-3208, 1988.
- MORO, J.C.; FERNANDES, J.B.; VIEIRA, P.C.; YOSHIDA, M.; GOTTLIEB, O.R. & GOTTLIEB, H.E. Neolignans from *Nectandra puberula*. *Phytochem.*, 26(1): 269-272, 1987.
- MULKERN, G.B. Food selection by grasshoppers. *Ann. Rev. Entom.*, 12: 59-78, 1967.
- MULKERN, G.B. & ANDERSON, J.F. A technique for studying the food habits and preferences of grasshoppers. *J. Econ. Entomol.*, 52(2): 342, 1959.
- NIEMEYER, H.M. Hydroxamic acids (4-Hydroxy-1,4-benzoaxin-3-ones), defence chemicals in the Graminae. *Phytochem.*, 27(11): 3349-3358, 1988.
- O'DOWD, D.J. & LAKE, P.S. Red crabs in rain forest, Christmas Island: differential herbivory of seedlings. *Oikos*, 58(3): 289-292, 1990.

- ONSAGER, J. Comparison of five methods for estimating density of rangeland grasshoppers. *J. Economic Entomol.*, 70(2): 187-190, 1977.
- OTTE, D. & JOERN, A. On feeding patterns in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 128: 89-126, 1977.
- OTTE, D. Plant preference and sucession: a consideration of evolution of plant preference in *Schistocerca*. *Oecol.*, 18: 129-144, 1975.
- PATTERSON, B.D. Grasshopper mandibles and the niche variation hypothesis. *Evolution*, 37(2): 375-388, 1983.
- PEREDA-MIRANDA, R.; IBARRA, P.; HERNANDEZ, L. & NOVELO, M. Bioactive constituents from *Hyptis* species. *Planta Med.*, 56: 560-561, 1990.
- PIANKA, E.R. *Evolutionary ecology*. 3.ed. New York, Harper & Row, 1974. 416p.
- PICMAN, A.K.; ELLIOTT, R.H. & TOWERS, G.H.N. Cardiac-inhibiting properties of the sesquiterpene lactone, parthenin, in the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*. *Can. J. Zool.*, 59: 285-292, 1981.
- PREISS, A.; DIAZ, M. & RIPPERGER, H. 17,18-Didehydroloesenerine and 16,17-didehydroloesenerin-18-ol, alkaloids from *Maytenus loeseneri*. *Phytochem.*, 27(2): 589-594, 1988.

- PRICE, P.W.; BOUTON, C.E.; GROSS, P.; MCPHERON, B.A.; THOMPSON, J.N. & WEIS, A.E. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 41-65, 1980.
- PRUESS, K.P. Food preference as a factor in distribution and abundance of *Phoetaliotes nebrascensis*. *Ann. Entomol. Soc. America*, 62(2): 323-327, 1969.
- PULLIAM, H.R. On the theory of optimal diets. *Am. Nat.*, 108(959): 59-74, 1974.
- PULLIAM, H.R. Diet optimization with nutrient constraints. *Am. Nat.*, 109(970): 765-768, 1975.
- PYKE, G. P. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 523-575, 1984.
- PYKE, G.H.; PULLIAM, H.R. & CHARNOV, E.L. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.*, 52(2): 137-154, 1977.
- QUEIROZ, R.B.; STUBBLEBINE, W.H. & SHEPHERD, G. Variação na composição de terpenos dentro e entre populações de *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. (Labiatae) na região de Campinas - SP. *Revta. brasil. Bot.*, 13: 75-81, 1990.
- RAINA, A.K.; BENEPAL, P.S. & SHEIKH, A.Q. Effects of excised and intact leaf methods, size, and plant age on Mexican Beetle feeding. *Ent. exp. appl.*, 27: 303-306, 1980.

- RAO, K.V.R.; RAO, L.J.M. & RAO, N.S.P. An A-ring contracted triterpenoid from *Hyptis suaveolens*. *Phytochem.*, 29(4): 1326-1329, 1990.
- RATHCKE, B. Slugs as generalist herbivores: tests of three hypothesis on plant choices. *Ecology*, 66(3): 828-836, 1985.
- RAUWALD, H.W. & DEMIREZER, O. Rapid isolation and separation of labile glucofrangulinanthrones A and B from fresh *Rhamnus frangula* bark and their analytical characterisation. *Planta Med.*, 56: 563, 1990.
- REAL, L.A. & RATHCKE, B.J. Individual variation in nectar production and its effects on fitness in *Kalimia latifolia*, *Ecology*, 72(1): 149-155, 1991.
- REDFEARN, A. & PIMM, S.L. Population variability and polyphagy in herbivorous insect communities. *Ecol. Monog.*, 58(1): 39-55, 1988.
- RICHARDSON, B. & WHITTAKER, J.B. The effect of varying the reference material on ranking of acceptability indices of plant species to a polyphagous herbivore, *Agriolimax reticulatus*. *Oikos*, 39(2): 237-240, 1981.
- RIPPERGER, H. 25-isoetioline from two *Solanum* species. *Phytochem.*, 29(10): 3375-3376, 1990.
- RISCH, S.J. Effects of induced chemical changes on interpretation of feeding preference tests. *Entomol exp. appl.*, 39: 81-84, 1985.

- RIZK, A.-F. M. The chemical constituents and economic plants of the Euphorbiaceae. *Botanic. J. Lin. Soc.*, 94: 293-326, 1987.
- ROBERTS, H.R. & CARBONELL, C.S. A revision of the neotropical genus *Abracris* and related genera (Orthoptera, Acrididae, Ommatolampinae). *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 133: 1-14, 1981.
- ROOT, R.B. Is risk-spreading so unynrealistic? *Oikos*, 47(1): 114-116, 1986.
- ROOT, R.B. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards *Brassica oleracea*. *Ecol. Monog.*, 43: 95-124, 1973.
- ROOT, R.B. & KAREIVA, P.M. The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. *Ecology*, 65(1): 147-165, 1984.
- ROSE, H.A. The relationship between feeding specialization and host plants to aldrin epoxidase activities of midgut homogenates in larval Lepidoptera. *Ecol. Entomol.*, 10: 455-467, 1985.
- ROSENTHAL, G.A. & JANZEN, D.H. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. New York, Academic Press, 1979. 718p.
- ROUGHGARDEN, J. Evolution of niche width. *Am. Nat.*, 106: 683-718, 1972.

- ROWELL, C.H.F. Food plant specificity in neotropical rainforest acridids. *Ent. exp. appl.*, **24**: 451-462, 1978.
- ROWELL, C.H.F. *Osmilia flavolineata* (Chapulín de raya amarilla, Yellow-lined grasshopper). In: JANZEN, D.H. (ed.) *Costa Rican natural history*. Chicago, Chicago Univ. Press, 1983. pp.750-751
- ROWELL, C.H.F. The feeding biology of a species-rich genus of rainforest grasshoppers (*Rhachicreagra*: Orthoptera, Acrididae). 1. Foodplant use and foodplant acceptance. *Oecol.*, **68**: 87-98, 1985a.
- ROWELL, C.H.F. The feeding biology of a species-rich genus of rainforest grasshoppers (*Rhachicreagra*: Orthoptera, Acrididae). 2. Foodplant preference and its relation to speciation. *Oecol.*, **68**: 99-104, 1985b.
- ROWELL, C.H.F. The biogeography of Costa Rican acridid grasshoppers, in relation to their putative phylogenetic origins and ecology. In: BACCETTI, B.M.(ed.) *Evolutionary biology of orthopteroid insects*. Chichester, Ellis Horwood Lim., 1987. pp. 470-482
- ROWELL-RAHIER, M. The food plant preferences of *Phratora vitellinae* (Coleoptera: Chrysomelinae). B. A laboratory comparison of geographically isolated populations and experiments on conditioning. *Oecol.*, **64**: 375-380, 1984.
- ROWELL, C.H.F.; ROWELL-RAHIER, M.; BRAKER, H.E.; COOPER-DRIVER, G. & GOMEZ, L.D. The palatability of ferns and the ecology of two tropical forest grasshoppers. *Biotropica*, **15**(3): 207-216, 1983.

- RUECKER, G.; MING, C.W.; MAYER, R. WILL, G. & GUELLMANN, E.
Manshurolide, a sesquiterpene lactone from *Aristolochia manshuriensis*. *Phytochem.*, 29(3): 983-984, 1990. SAS Institute Inc. SAS/STATTM . Guide for personal computers, Version 6.03. Edition Cary, NC: SAS Institute Inc., 1987.
- SCHOENER, T.W. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-404, 1971.
- SCRIBER, J.M. Tale of the tiger: beringeal biogeography, binomial classification, and breakfast choices in the *Papilio glaucus* complex of butterflies. In: SPENCER, K.C. (ed.) *Chemical mediation of coevolution*. New York, Academic Press, 1988. pp. 241-301
- SCRIBER, J.M. & SLANSKY, F., Jr. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 26: 183-211, 1981.
- SEIGLER, D.S. Secondary metabolites and plant systematics. In: ----- (ed.) *The biochemistry of plants.*, New York, Academic Press, 1981. Vol. 7, Cap. 6, pp. 139-176
- SHARMA, Om P.; DAWRA, R.K. & RAMESH, D. A triterpenoid acid, lantadane D from *Lantana camara* var. *aculeata*. *Phytochem.*, 29(12): 3961-3962, 1990.
- SHAROV, A.G. *Phylogeny of the Orthopteroidea*. Jerusalem, Israeli Progr. Sci. Transl., 1971. 223p.
- SIEGEL, S. *Estatística não-paramétrica para as ciências do comportamento*. São Paulo, Mc.Graw-Hill do Brasil, 1981. 350p.

- SIMMONDS, M.S.J.; BLANEY, W.M. LEY, S.V.; SAVONA, G.; BRUNO, M. & RODRIGUEZ, B. The antifeedant activity of clerodane diterpenes from *Teucrium*. *Phytochem.*, 28(4): 1069-1072, 1989.
- SIMPSON, S.J. & ABISGOLD, J.D. Compensation by locusts for changes in dietary nutrients: mechanisms. *Physiol. Entomol.*, 10: 443-452, 1985.
- SIMPSON, S.J. & WHITE, P. Associative learning and locust feeding: evidence for a "learned hunger" for protein. *Anim. Behav.*, 40: 506-513, 1990.
- SINGER, M.C. Evolution of food-plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution*, 25: 383-389, 1971.
- SINGER, M.C. Determinants of multiple host use by a phytophagous insects population. *Evolution*, 37(2): 389-403, 1983.
- SINGH, P.; BHALA, M.; JAIN, R. & JAKUPOVIC, J. A geranyl nerol derivate and other constituents from *Blainvillea latifolia*. *Phytochem.*, 27(2): 609-610, 1988.
- SLANSKY, F.E. Latitudinal gradients in species diversity of the New World swallowtail butterflies. *J. Res. Lep.*, 11: 201-207, 1973.
- SMART, J. & HUGHES, N.F. The insect and plant: progressive paleoecological integration. *Symp. R. ent. Soc. Lond.*, 6: 143-155, 1972.
- SOUTHWOOD, T.R.E. The insect/plant relationships - an evolutionary perspective. *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.*, 6: 3-30, 1972.

- STANTON, M.L. Spatial patterns in the plant community and their effects upon insect search. In: AHMAD, S. (ed.) *Herbivorous insects*. New York, Academic Press, 1983. pp.125-157
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, T.R.E. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Oxford, Blackwell Scient. Publ., 1984. 313p. SWAIN, T. Plant-animal coevolution: a synoptic view of the paleozoic and mesozoic. In: HARBORNE, J.B. (ed.) *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. London, Academic Press, 1978. pp. 3-19
- SWAIN, T. Plant-animal coevolution: a synoptic view of the paleozoic and mesozoic. In: HARBORNE, J.B. (ed.) *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. London, Academic Press, pp. 3-19, 1978.
- SZENTESI, A. & BERNAYS, E.A. A study of behavioural habituation to a feeding deterrent in nymphs of *Schistocerca gregaria*. *Physiol. Entomol.*, 9: 329-340, 1984.
- TANAKA, L.K. & TANAKA, S.K. Rainfall and seasonal changes in arthropod abundance on a tropical oceanic island. *Biotropica*, 14(2): 114-123, 1982.
- THACKER, J.D.; BORDNER, J. & BUMGARDNER, C. Carolinoside: a phytosteroidal glycoside from *Solanum carolinense*. *Phytochem.*, 29(9): 2965-2970, 1990.
- THOMPSON, J.N. *Interaction and coevolution*. New York, Wiley-Interscience, 1982.

- TOMAS-BARBERAN, F.A & WOLLENWEBER, E. Flavanoid aglycones from the leaf surfaces of some Labiatae species. *Pl. Syst. Evol.*, 173: 109-118, 1990.
- TUTTLE, E.M.; WULFSON, L. & CARACO, T. Risk-aversion, relative abundance of resources and foraging preference. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26: 165-171, 1990.
- VAN VALEN, L. Morphological variation and width of ecological niche. *Am. Nat.*, 69 (908): 377-390, 1965.
- VESTAL, A.G. Local distribution of grasshoppers in relation to plant associations. *Biol. Bull.*, 25(3): 141-181, 1913.
- VIA, S. Ecological genetics of herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Ann. Rev. Entomol.*, 35: 421-446, 1990.
- VIA, S. & LANDE, R. Genotype - environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39(3): 505-522, 1985.
- VISSCHER, S.N. Plant growth hormones: their physiological effects on a rangeland grasshopper (*Aulocara ellioti*). In: LABYRIE, V.; FABRES, G. & LACHAISE, D. (eds.). *Insects - plants*. Dordrecht, Dr. W. Junk Publ., 1987. pp. 37-41
- WALL, R. & BEGON, M. Population density, phenotype and reproductive output in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. *Ecol. Entomol.*, 12: 331-339, 1987.

- WALLER, D.A. & JONES, C.G. Measuring herbivory. *Ecol. Entomol.*, **14**: 479-481, 1989.
- WANG, G.-Y.; GREENFIELD, M.D. & SHELLY, T.E. Inter-male competition for high-quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27**: 191-198, 1990.
- WANG, J.; KASAI, R.; SAKIMORI, M.; MIYAKOSHI, M. TANAKA, O.; JIA, M.-R. & LING, Y. K. Flavanol glycosides from the fruits of *Rhamnus leptophylla*. *Phytochem.*, **27**(12): 3995, 1988.
- WANG, M. & LIU, W. A naphthoquinone from *Helicteres angustifolia*. *Phytochem.*, **26**(2): 578-579, 1987.
- WASSERMAN, S.S. & MITTER, C. The relationship of body size to breadth of diet in some Lepidoptera. *Ecol. Entomol.*, **3**: 155-160, 1978.
- WEST, L. Interindividual variation in prey selection by the snail *Nucella (= Thais) emarginata*. *Ecology*, **67**(3): 798-809, 1986.
- WEST, L. Prey selection by the tropical snail *Thais melones*: a study of interindividual variation. *Ecology*, **69**(6): 1839-1854, 1988.
- WEYERSTAHL, P.; MARSCHALL-WEYERSTAHL, H. & CHRISTIANSEN, C. New sesquiterpenes of *Baccharis dracunculifolia* leaf oil. *Planta med.*, **56**: 542, 1990.
- WHEELWRIGHT, N.T.; HABER, W.A.; MURRAY, K.G. & GUIDON, C. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica*, **16**(3): 173-193, 1984.

- WHITHAM, T.G. Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defense against rapidly evolving pests. In: DENNO, R.F. & MCCLURE, M.S. (ed.) *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. New York, Academic Press, 1983. pp. 15-41
- WINDSOR, D.M. The feeding activities of tropical insect herbivores on some deciduous forest legumes. In: MONTGOMERY, G.G. (ed.). *The ecology of arboreal folivores*. Washington, Smithsonian Instit. Press, 1978. pp. 101-113
- WOLDA, H. & FLOWERS, R.W. Seasonality and diversity of mayfly adults (Ephemeroptera) in a "nonseasonal" tropical environment. *Biotropica*, 17(4): 330-335, 1985.
- WOOD, T.K. & OLMSTEAD, K.L. Latitudinal effects on treehopper species richness (Homoptera: Membracidae). *Ecol. Entomol.*, 9: 109-115, 1984.
- WOODMAN, R.L. & FERNANDES, G.W. Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. *Oikos*, 60: 11-19, 1991.
- YAMAGASHI, T.; ZHANG, D.-C.; CHANG, J.-J.; MC PHAIL, D.R.; MC PHAIL, A.T. & LEE, K.-H. The cytotoxic principles of *Hyptis capitata* and the structures of the new triterpenes hypatic acid-A and -B. *Phytochem.*, 27(10): 3213-3216, 1988.
- ZANGERL, A.R. Furanocoumarin induction in wild parsnip: evidence for an induced defense against herbivores. *Ecology*, 71(5): 1926-1932, 1990.

ZDERO, C; BOHLMANN, F; SOLOMON, J.C.; KING, R.M. & ROBINSON, H.
Entclerodanes and other constituents from bolivian *Baccharis*
species. *Phytochem.*, 28(2): 531-542, 1989.

7. APENDICE

7.1. GAFANHOTOS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

A Tabela 31 apresenta as espécies de gafanhotos encontrados em São José do Rio Preto. Aqueles encontrados na área de estudo estão assinalados. A maioria das espécies foi encontrada em ambientes abertos, de pastagens, entremeadas de rebrotas de plantas de cerrado, por vezes sob esparso extrato arbóreo de cerradão, muito depauperado. Na pastagem adjacente à área deste estudo, a mais de 20 metros da borda da mata, encontramos os gafanhotos graminívoros *Orphulella punctata* (Acrididae, Gomphocerinae) e uma espécie de Gomphocerinae não identificada. Na área de estudo, na borda da mata e em seu interior, predominaram os gafanhotos *Abracris dilecta* e *Eujivarus fusiformis* sendo, também, encontrados *Ommalotettix obliquus*, *Dichroplus bergii* e *Abracris* gr. *dilecta*. Todas as espécies de mata e borda de mata apresentaram fezes características de gafanhotos não-graminívoros (sensu LE GALL, 1989).

7.2. CARACTERES PARA IDENTIFICAÇÃO DAS PLANTAS NAS FEZES [1]

Elephantopus mollis foi caracterizada pelos fragmentos epiteliais com tricomas em abundância (Figura 36), simples, de paredes conspícuas e lisas, combinados com tricomas diferentes, menos abundantes e menores, de parede mais fina (Figura 37).

TABELA 31: Gafanhotos (Orthoptera: Saltatoria) encontrados na região de São José do Rio Preto, SP. Classificação segundo AMEDEGNATO (1975)

ANIMAIS [1]	Área de estudo
Acrididae	
Ommatolampinae	
Abracrini	
Abracris dilecta Walker, 1870	+
Abracris gr. dilecta	+
Eujivarus fusiformis Bruner, 1911	+
Jodacris ferruginea ferruginea (Giglio-Tos, 1894)	-
Ommalotettix obliquum (Thunberg, 1824)	+
Acrididae	
Ommatolampinae	
Defetini	
Bucephalacris sp. nov.?	-
Ommatolampini	
Vilerna rugulosa Stal, 1878	-
Syntomacrini	
Osmiliola aurita Giglio-Tos, 1897	-
Melanoplinae	
Dichroplus bergii (Stal)	+
Dichroplus fuscus (Thunberg, 1815)	-
Dichroplus punctulatus (Thunberg, 1824)	-
Propedies auricularis auricularis Ronderos	-
Gomphocerinae	
Dichromorpha australis Bruner, 1900	
Orphulella punctata (De Geer, 1773)	+
prub. gen. nov.	+
Leptysminae	
Stenopola bohlsii Giglio-Tos, 1895	-
Tetrataeniini	
Oxyblepta sagitta Giglio-Tos, 1894	-
Acridinae	
Metaleptea brevicornis adspersa (Blanchard, 1845)	-
Proctolabinae	
Stenopola puncticeps puncticeps (Stal, 1860)	-
Eumastacidae	
Temnomastacidae	
Temnomastax hammus	-
Ommexechidae	
Ommexecha virens Serville, 1831	-
Amblitropidae	
não identificado	+

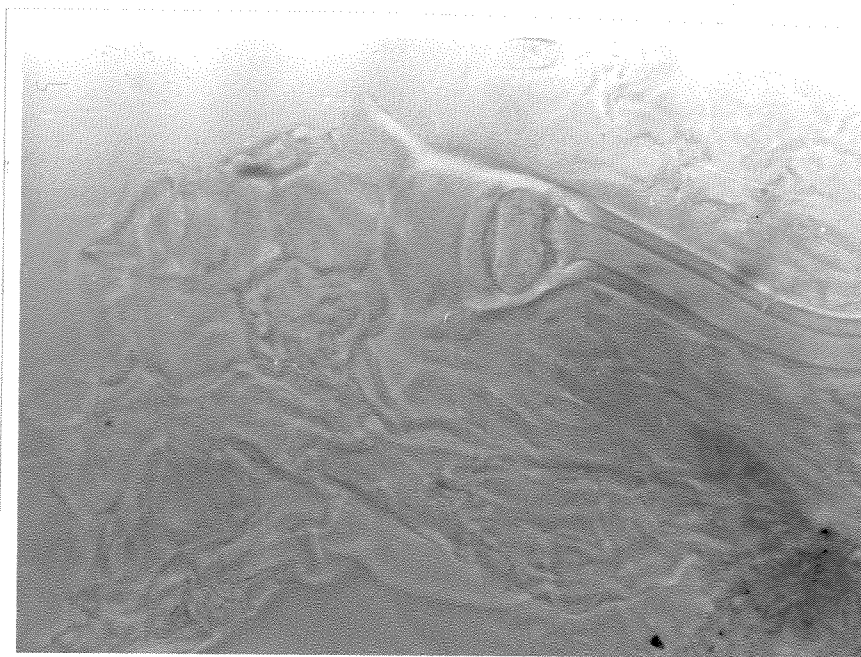


FIGURA 36: Fragmentos fecais de *E. mollis* (Compositae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 1800x. Foto: S.Taboga



FIGURA 37: Fragmentos fecais de *E. mollis* (Compositae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 1100x. Foto: S.Taboga

Os tricomas de *Hyptis suaveolens* são uniseriados, tem paredes finas e pontuadas (Figura 38) e o ápice dos tricomas é glandular (Figura 39), encontrado, por vezes, com seu conteúdo extravasado.

Orthopappus angustifolius tem tricomas parecidos com os de *E. mollis* (Figura 40). Seus tricomas se diferenciam por serem maiores e de paredes mais espessas (Figura 41). Esta planta também apresentou o segundo tipo de tricomas, encontrado em *E. mollis*.

Bauhinia bongardii tem tricomas uniseriados, muitas vezes com uma parte de suas células colapsadas (Figura 42). As paredes apresentam pontuações (Figura 43), da mesma forma que os tricomas de *H. suaveolens*, mas se diferenciam destes pela ausência de estrutura glandular. Além disso fezes de gafanhotos alimentados com *B. bongardii* apresentam muitas nervuras (Figura 44).

Rhamnidium elaeocarpum apresenta tricomas unicelulares, curtos e de citoplasma muito reduzido e apresenta ondulações características na cutícula (Figura 45).

As fezes de gafanhotos alimentados com *Chomelia* sp apresentaram dois tipos de tricomas: tricomas uniseriados, longos (Figura 46), e tricomas "ornamentados", característicos (Figura 47).

Gramíneas foram indistinguíveis entre si, mas apresentaram um padrão de estômatos e demais células epiteliais imediatamente reconhecível (ESAU, 1974), devido à ocorrência de fragmentos grandes de epitélio nas fezes. É por isto que as fezes de graminívoros tem aspecto fibroso (GANGWERE & RONDEROS, 1975).

Malvales foi caracterizada por tricomas estrelados,

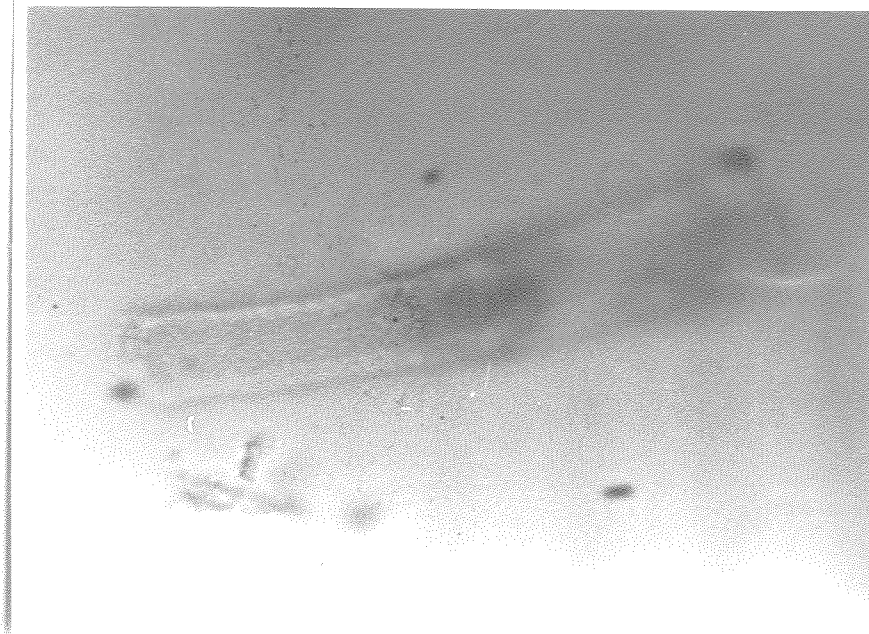


FIGURA 38: Fragmentos fecais de *H. suaveolens* (Labiatae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 4600x. Foto: S.Taboga

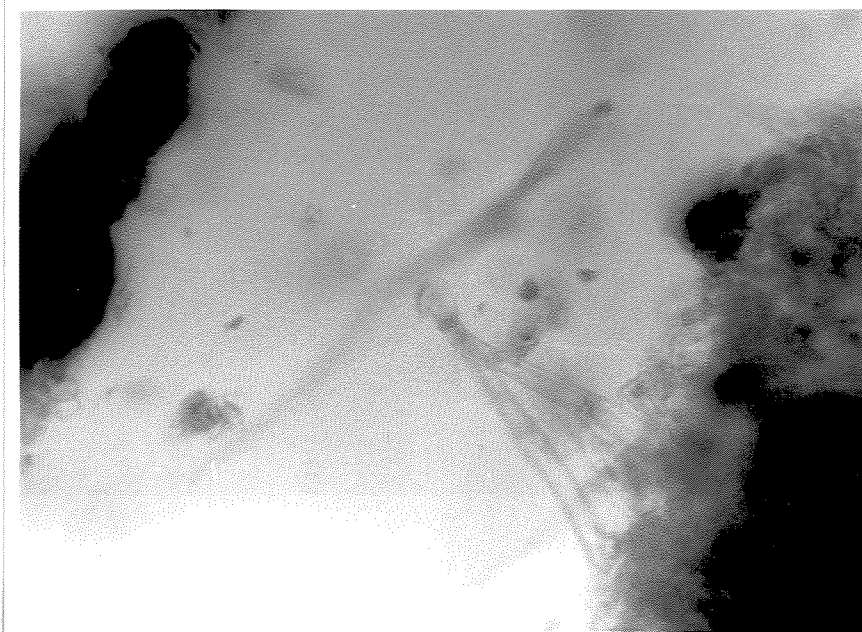


FIGURA 39: Fragmentos fecais de *H. suaveolens* (Labiatae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 1800x. Foto: S.Taboga



FIGURA 40: Fragmentos fecais de *O. angustifolius* (Compositae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 1100x. Foto: S.Taboga



FIGURA 41: Fragmentos fecais de *O. angustifolius* (Compositae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 1800x. Foto: S.Taboga

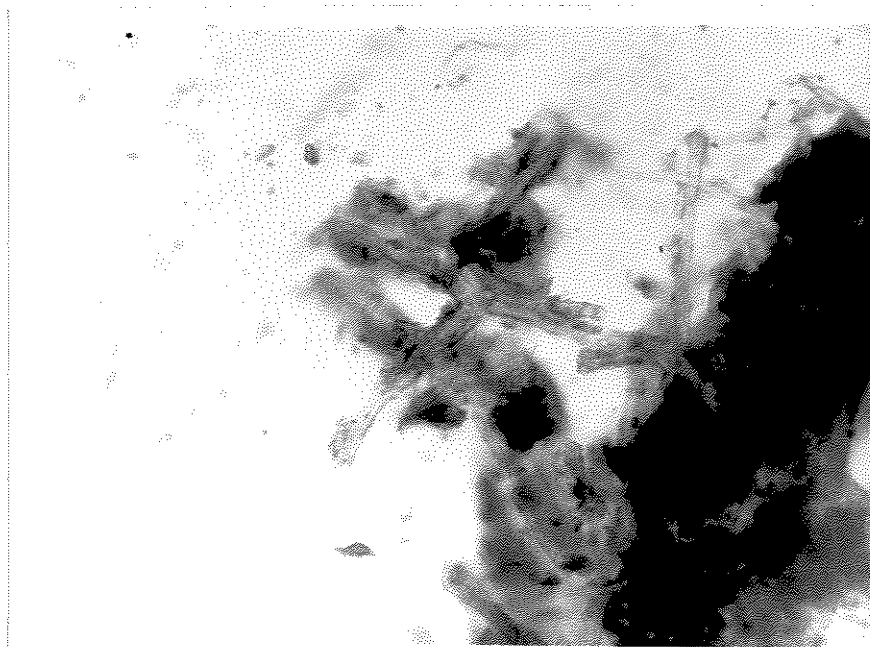


FIGURA 42: Fragmentos fecais de *B. bongardii* (Leguminosae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 500x. Foto: S.Taboga



FIGURA 43: Fragmentos fecais de *B. bongardii* (Leguminosae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 4600x. Foto: S.Taboga

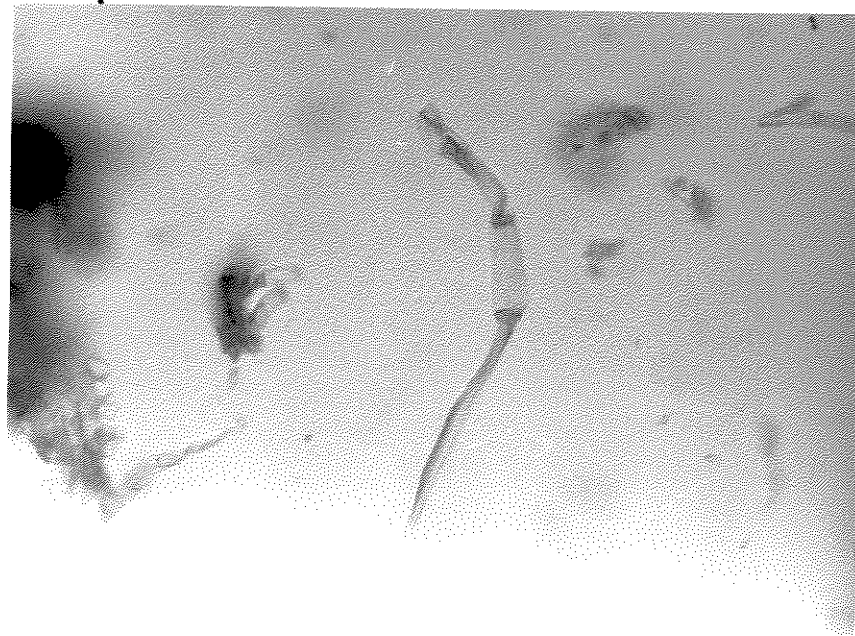


FIGURA 44: Fragmentos fecais de *B. bongardii* (Leguminosae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 500x. Foto: S.Taboga

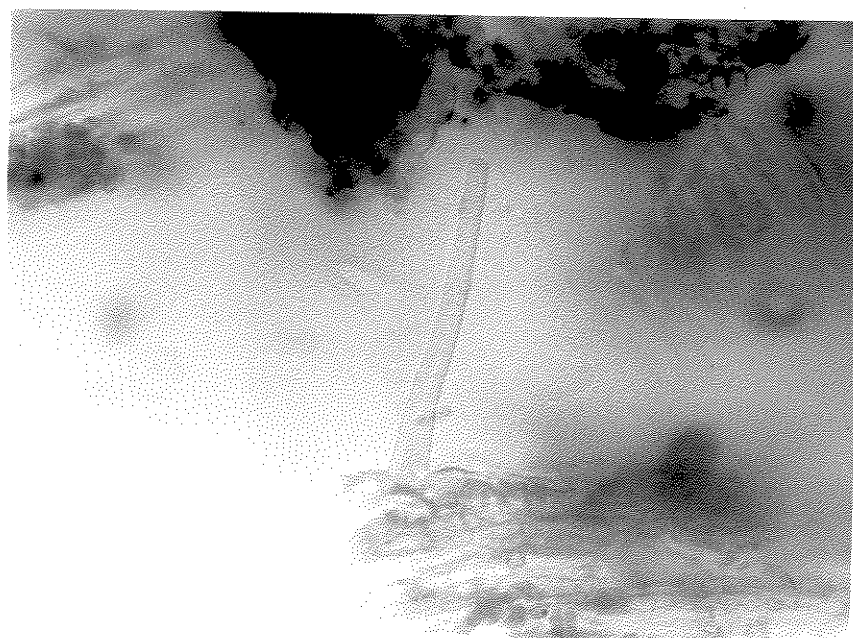


FIGURA 45: Fragmentos fecais de *R. elaeocarpum* (Rhamnaceae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 1100x. Foto: S.Taboga

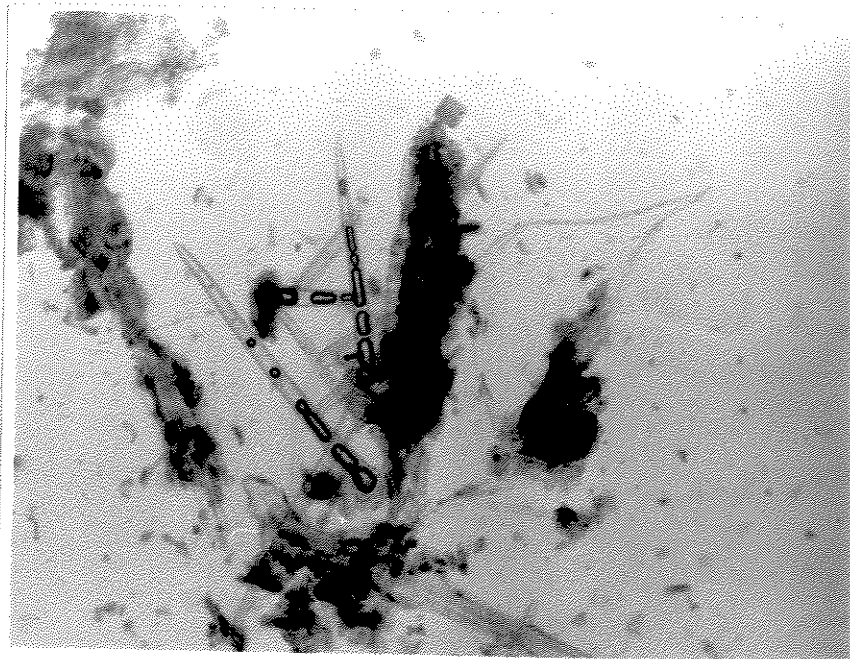


FIGURA 46: Fragmentos fecais de *Chomelia* sp (Rubiaceae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 500x. Foto: S.Taboga

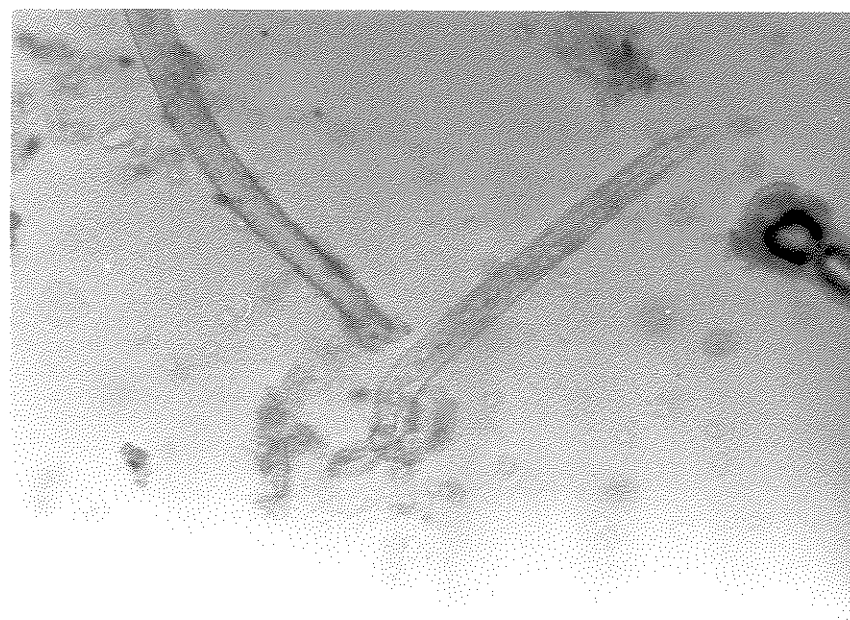


FIGURA 47: Fragmentos fecais de *Chomelia* sp (Rubiaceae) em fezes de gafanhotos *A. dilecta*. Aumento: 1100x. Foto: S.Taboga

encontrados em *Wissadula* cf. *subpeltata*, *Helicteres ovata* , *Luehea paniculata* e *Waltheria indica*. *Bacharis dracunculifolia* apresentou tricoma bipartido; *Desmodium* sp foi caracterizado por tricoma simples, com ápice curvado; *Vernonia ruficoma* por tricoma multipartido; *Lantana* sp teve tricoma glanduloso unicelular; *Aristolochia esperanzae* apresentou tricoma com célula na base mais larga que o restante e ápice curvado; *Vernonia ferruginea* teve tricoma partido e *Miconia albicans* tricoma estrelado com ramos longos e contorcidos. Duas morfoespécies foram encontradas e não identificadas com nenhuma das lâminas de referência (ver Tabela 1): SP 7 apresentou tricoma uniseriado, com paredes pontuadas e SP 8 teve tricoma curto, unicelular, de espécie não identificada.