



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

**Plantas Hospedeiras de *Cornops aquaticum*  
(Bruner)(Orthoptera : Acrididae)  
no Pantanal de Poconé - MT**

**Soraia de Aguiar Ferreira**

**Orientador: Prof. Dr. João Vasconcellos Neto**

*Campinas - São Paulo*

1995

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato a) Soraia de Aguiar Ferreira e aprovada pela Comissão Julgadora. *João Vasconcellos Neto*

*SG/1995*

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

**Plantas Hospedeiras de *Cornops aquaticum*  
(Bruner)(Orthoptera : Acrididae)  
no Pantanal de Poconé - MT**

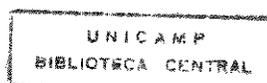
**Soraia de Aguiar Ferreira**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, UNICAMP, para obtenção do Título de mestre em Ciências Biológicas, área de Ecologia.

**Orientador: Prof. Dr. João Vasconcellos Neto**

*Campinas - São Paulo*

1995



UNIDADE	BC		
N.º CHAMADA:	F413p		
V.	Ex.		
TOMBO BC/	26415		
PROC.	667/96		
C	<input type="checkbox"/>	D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00		
DATA	13/01/96		
N.º CPD			

Cmovo 82565-2

F413p Ferreira, Soraia de Aguiar  
Plantas hospedeiras de **Cornops aquaticum** (Bruner)  
(ORTHOPTERA : ACRIDIDAE) no Pantanal de Poconé -  
MT / Soraia de Aguiar Ferreira. -- Campinas, SP : [s.n.],  
1995.

Orientador : João Vasconcellos Neto.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de  
Campinas. Instituto de Biologia.

1. Herbívoro. 2. Gafanhoto. 3. Dieta. 4. \*Cornops,  
aquaticum. I. Vasconcellos Neto, João II. Universidade  
Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

LOCAL E DATA: Campinas, 19 de outubro de 1995

BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

Prof. Dr. JOÃO VASCONCELLOS NETO (Orientador)



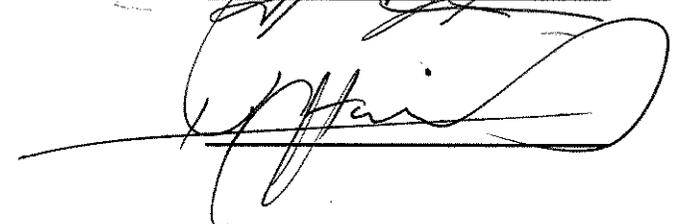
Handwritten signature of João Vasconcellos Neto, written in black ink over a horizontal line.

Prof. Dr. GERALDO WILSON FERNANDES



Handwritten signature of Geraldo Wilson Fernandes, written in black ink over a horizontal line.

Prof. Dr. MOHAMED E.E. HABIB



Handwritten signature of Mohamed E.E. Habib, written in black ink over a horizontal line.

SUPLENTE:

Prof. Dr. CARLOS FERNANDO S. ANDRADE



A horizontal line intended for the signature of the substitute member, Carlos Fernando S. Andrade.

APROVADA

*Dedico o esforço deste trabalho ao Gê,  
meu companheiro de viagem*

## **AGRADECIMENTOS:**

Esta é a última página que escrevo desta dissertação. É sem dúvida, deliciosa de se fazer. Agora posso relaxar e agradecer. Foram tantos amigos, tantas pessoas que de tantas formas me apoiaram. Tenho medo de esquecer alguém, mesmo assim vou citar nomes. Caso um ou outro me escape agora, por favor me perdoem. O essencial é que todos estão de algum modo neste produto final.

Agradeço aos membros da Banca Examinadora, Prof. Dr. Geraldo Wilson, Prof. Dr. Carlos Fernando e Prof. Dr. Mohamed pelas correções e críticas fundamentais para a melhoria do texto final. Ao G. Wilson, um agradecimento especial pelo incentivo e amizade de tantos anos.

Aos meus pais agradecimento e gratidão eternas. Geraldinho, Luna, Cris, queridos companheiros de tantos anos... Rosa, Jerry, Moniquinha, Cláudia, Júlia, Edson, Eliane, Matthias, Paul e toda a moçada do projeto, sempre a maior força. Seu Hélio, valeu o grande apoio no campo. Rose, Sebastiana, Itamar, Nilso, Nelsina, quantas lâminas, pecíolos, gafanhotos, passaram por nossas mãos. Manoel e Norma que seguraram tantas crises existenciais durante este longo processo de mestrado. "Brigadão" a todos.

Ao Projeto Ecologia do Pantanal pelo apoio logístico e financeiro. À Profa. Dra. Carolina, coordenadora brasileira do projeto, pela amizade e paciência...

João, mais paciente, impossível! Sem dúvida, sem suas correções o texto seria indecifrável.

Mônica, Aécio, pensaram que eu esqueceria a força no campo???

O cálculo do consumo nos testes de laboratório foi feito graças a boa vontade do prof. Dr. Nicolau Priante Filho, da Universidade Federal de Mato Grosso, que desenvolveu uma equação baseada nos dados que eu tinha disponíveis. Muito obrigada Nicolau, você salvou a pátria.

A identificação das espécies de macrófitas foi feita pelo doutorando e grande amigo Michael Schessl (Universidade de Ulm). À doutoranda Anajde Lemes do Prado, muitíssimo obrigada pela lista de macrófitas ocorrentes na área de estudo.

## RESUMO:

O gafanhoto *C. aquaticum* vive permanentemente sobre macrófitas aquáticas em áreas alagáveis. Suas plantas hospedeiras e sua preferência alimentar foram determinadas a partir de observações de campo, análise de conteúdo intestinal e testes alimentares em laboratório. A especificidade para oviposição foi estudada através da coleta de macrófitas cujos pecíolos potencialmente conteriam desovas deste gafanhoto. Parte da amostra foi dissecada em laboratório e o restante mantida em caixas d'água teladas para se verificar o aparecimento de ninfas.

*C. aquaticum* se alimentou e desovou em *Eichhornia azurea* e *Pontederia lanceolata* (Pontederiaceae) no campo. Dos 140 intestinos anteriores analisados, 75% continha tecidos de Pontederiaceae. No laboratório, entretanto, os gafanhotos espécies de outras famílias. Os testes de aceitabilidade mostraram que foram aceitas 16 das 19 espécies oferecidas separadamente. As 7 espécies de plantas aceitas com maior frequência foram selecionadas para as medidas das Taxas de alimentação. Não houve diferença significativa entre o consumo das mesmas pelos gafanhotos. Quando 4 ou 5 espécies foram oferecidas simultaneamente, as espécies hospedeiras do campo nem sempre foram preferidas.

O fato de maior número de espécies de plantas ter sido aceito no laboratório é um bom indicativo que a largura de dieta deve estar sendo determinada por outros fatores ecológicos além da química da planta. A seleção de plantas hospedeiras por *C. aquaticum* pode estar relacionada principalmente com a abundância relativa das espécies de macrófita no campo e à proteção contra predação que esta oferece. Se considerada apenas a parte emersa das macrófitas, *E. azurea* representava o recurso mais abundante nas áreas alagadas. Além disso, a coloração críptica deste gafanhoto sobre esta espécie possivelmente diminui o risco de predação. Portanto, embora seja potencialmente polífago, *C. aquaticum* apresenta uma considerável oligofagia no campo, alimentando-se e ovipondo sobre 3 espécies da família Pontederiaceae.

## SUMMARY:

The grasshopper *Cornops aquaticum* lives permanently on aquatic macrophytes in floodplains of tropical South America. Its host plants and its feeding preference were determined by means of field observations, crop analysis and feedings tests in the laboratory. Macrophytes were sampled and their petiols were examined for potential egg deposition in order to reveal host plant specificity. Subsamples were dissected in the laboratory and eggs were counted directly whereas the rest of the sample was kept in ne-covered water basins in order to verify hatching of the nymphs.

*C. aquaticum* fed and oviposited on *Eichhornea azurea* and *Pontederia lanceolata* (Pontederiaceae) in the field. Out of 140 fore-guts analyzed from free-living grasshoppers 75% contained Pontederiaceae tissues. In the laboratory, however, it accepted plants species from other families. Tests of acceptance revealed that from 19 plant species offered one by one 16 were accepted. The seven plant species were accepted with highest frequency were selected for tests of feeding rates. These rates were equal for all the 7 species. When 4 or 5 food plant species were offered simultaneously, the host species were not always preferred.

The fact that in the laboratory more species were accepted than in the field indicates that the host range in the field is determined by other ecological factors than the plant chemistry. Host plant selection by *C. aquaticum* can be related to the relative abundance of the macrophyte species in the field and to the protection which they offer against predation. Considering the emerging parts of the macrophytes, *E. azurea* represents the most abundant resource in floodplains. More over, the cryptic coloration of the grasshopper on *E. azurea* lessens predation risk. That is why, apart from being potentially polyphagous, *C. aquaticum* presents a considerable oligophagy in the field, feeding on few species of the family Pontederiaceae.

## LISTA DE FIGURAS:

Figura 1:	Mapa de localização da área de estudo.....	19
Figura 2:	Área 1: Corixo Birici, Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé - MT ...	20
Figura 3:	Área 2: Tanque próximo à sede da Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé-MT.....	20
Figura 4:	Área 3: Margens do Rio Bento Gomes, Parque de Exposições, Poconé.....	21
Figura 5:	<i>Cornops aquaticum</i> (macho) sobre o pecíolo da espécie hospedeira <i>Eichhornia azurea</i> Pontederiaceae).....	31
Figura 6:	<i>Pontederia lanceolata</i> . Em destaque as marcas de herbivoria produzidas por <i>Cornops aquaticum</i> .....	31
Figura 7:	<i>Eichhornia azurea</i> . Em destaque as marcas de herbivoria produzidas por <i>Cornops aquaticum</i> .....	32
Figura 8:	Variação do nível da lâmina d'água na Área 1, Corixo Birici, Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé - MT (1993).....	33
Figura 9:	Variação das temperaturas mensais (médias, máximas e mínimas), Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé - MT (1993).....	33
Figura 10:	Variação mensal da umidade relativa do ar (médias, máximas e mínimas), Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé - MT (1993).....	34
Figura 11:	Corte histológico do limbo de <i>Eichhornia azurea</i> (coleção de referência).....	36
Figura 12:	Corte histológico do limbo de <i>Pontederia lanceolata</i> (coleção de referência).....	37
Figura 13:	Tecidos de <i>Eichhornia azurea</i> no conteúdo intestinal de <i>Cornops aquaticum</i> alimentado em laboratório.....	37
Figura 14:	Tecidos de <i>Eleocharis elegans</i> no conteúdo intestinal de <i>Cornops aquaticum</i> alimentado em laboratório.....	38
Figura 15:	Tecidos de <i>Eleocharis minima</i> no conteúdo intestinal de <i>Cornops aquaticum</i> alimentado em laboratório.....	38
Figura 16:	Tecidos de <i>Eleocharis acutangular</i> no conteúdo intestinal de <i>Cornops aquaticum</i> alimentado em laboratório.....	39
Figura 17:	Frequência de espécies de macrófitas e de material não identificado nas 70 lâminas de conteúdo intestinal de gafanhotos coletados na vazante e seca.....	39

Figura 18: Porcentagem de espécies de macrófitas aquáticas nos intestinos de fêmeas e machos coletados na vazante e seca .....	40
Figura 19: Frequência de aceitação de espécies de macrófitas aquáticas por <i>Comops aquaticum</i> em laboratório .....	43
Figura 20: Valores de consumo (g) de tecidos vegetais por sexo nos experimentos de Taxa de alimentação .....	44
Figura 21: Relação entre peso do corpo em gramas e sexo do gafanhoto nos experimentos de Taxa de alimentação.....	45
Figura 22: Relação entre consumo de tecidos vegetais e peso dos gafanhotos.....	45
Figura 23: Valores de consumo de tecidos vegetais para cada espécie de macrófita, nos experimentos de Taxa de alimentação.....	46
Figura 24: Porcentagem média de perda d'água das plantas- testemunha durante os experimentos de Taxa de alimentação.....	46
Figura 25: Preferência em laboratório - experimento 1 .....	49
Figura 26: Preferência em laboratório - experimento 2 .....	50
Figura 27: Preferência em laboratório - experimento 3 .....	53
Figura 28: Preferência em laboratório - experimento 4 .....	54

## LISTA DE TABELAS:

Tabela 1	Espécies de macrófitas aquáticas oferecidas, frequência de aceitação e categoria de consumo produzido por <i>C. aquaticum</i> em laboratório .....	42
Tabela 2	Consumos médios e número de repetições por espécie e resultado do teste de Tukey - experimento 2 .....	48
Tabela 3	Número, médias do comprimento total e peso seco das folhas dissecadas em laboratório de <i>E. azurea</i> , <i>E. paniculatus</i> e <i>P. lanceolata</i> e número de desovas encontradas .....	55

## SUMÁRIO :

1. Introdução .....	1
2. Revisão da literatura .....	3
2.1. Definições.....	3
2.2. Estudos sobre largura de dieta - abordagens.....	5
2.2.1. Fatores que influenciam na largura de dieta .....	6
2.2.1.1. Composição química da planta hospedeira.....	6
2.2.1.2. Outros fatores.....	10
2.2.2. Modelos de forrageamento ótimo.....	12
2.3. Dieta de gafanhotos .....	13
2.4. Oviposição em gafanhotos .....	15
2.5. A espécie estudada, o gafanhoto <i>Cornops aquaticum</i> .....	16
3. Material e métodos.....	18
3.1. Áreas de estudo .....	18
3.2. Hábitos alimentares no campo .....	21
3.3. Hábitos alimentares no laboratório .....	22
3.3.1. Testes de aceitabilidade.....	23
3.3.2. Taxa de alimentação .....	24
3.3.3. Preferência alimentar .....	26
3.3.3.1. Experimento 1 .....	26
3.3.3.2. Experimento 2 .....	26
3.3.3.3. Experimentos 3 e 4.....	27
3.4. Especificidade para oviposição .....	28
4. Resultados 29	
4.1. Hábitos alimentares no campo .....	29
4.1.1. Observações de campo.....	29
4.1.2. Preferência alimentar no campo.....	35
4.2. Hábitos alimentares no laboratório .....	40
4.2.1. Testes de aceitabilidade.....	40
4.2.2. Taxa de alimentação .....	43
4.2.3. Preferência alimentar .....	47
4.2.3.1. Experimento 1 .....	47
4.2.3.2. Experimento 2 .....	47
4.2.3.3. Experimento 3 .....	51
4.2.3.4. Experimento 4 .....	52
4.3. Especificidade para oviposição .....	55

5. Discussão .....	56
5.1. Hábitos alimentares no campo .....	56
5.1.1. Proteção contra predação .....	56
5.1.2. Abundância da planta hospedeira .....	58
5.2. Hábitos alimentares no laboratório .....	59
5.3. Especificidade para oviposição .....	63
6. Conclusão .....	64
7. Apêndice 1 .....	65
8. Apêndice 2 .....	68
9. Referências Bibliográficas .....	70

# 1. INTRODUÇÃO:

Os fatores que influenciam o espectro de hospedeiro por insetos têm sido um problema central nos estudos das interações inseto/planta. Em insetos fitófagos, de um modo geral, a planta hospedeira é selecionada pela fêmea adulta e conseqüentemente o comportamento de oviposição é uma consideração primária nas teorias de evolução da variação de hospedeiro (Michaud, 1990), podendo influenciar no crescimento e sobrevivência da prole de insetos fitófagos (Thompson, 1988b). Conseqüentemente, as relações entre preferência para oviposição e performance da prole são uma questão crucial dos entendimentos dos processos envolvidos na evolução da seleção de plantas hospedeiras por insetos fitófagos (Thompson, 1988b).

O número de espécies hospedeiras usadas por uma população de inseto é um importante componente da amplitude do nicho, podendo ser resultado das diferenças em preferência entre os indivíduos (Singer, 1983). A maioria dos gafanhotos são altamente polífagos e ovipõem no solo. Entretanto, algumas poucas espécies de acridídeos ovipõem dentro de folhas e tecidos de plantas. A associação entre oviposição em plantas hospedeiras e dietas restritas em gafanhotos é notável, mas não é claro se isto é uma relação direta ou se simplesmente ambas as condições estão associadas a habitats similares (Braker, 1989a).

Um caso de oviposição endofítica em gafanhotos foi observado no Pantanal Matogrossense, onde as alagamentos periódicos impõem condições extremas de sobrevivência à prole. *Cornops aquaticum* (Bruner) vive permanentemente sobre plantas flutuantes do gênero *Eichornia* (Pontederiaceae), particularmente sobre *E. crassipes* (Mart.) Solms e *E. azurea* (Sw.) Kuntl (Andres & Bennett, 1975; Bennett, 1968, 1970; Bennett & Zwolfer, 1968; Mitchell e Thomas, 1972; Zolessi 1956), provavelmente

porque outras plantas não lhe proporcionem um substrato adequado para a oviposição (Bennett, 1968, 1970).

Os ovos são postos dentro das grossas hastes ou pecíolos da planta hospedeira. A fêmea perfura as hastes com o ovipositor finamente denticulado e o grupo de ovos é depositado dentro do aerênquima (Silveira-Guido & Perkins, 1975). Neste tipo de desova endofítica subaquática, provavelmente a troca gasosa se faz com o ar que o aerênquima contém (Carbonell & Arrillaga, 1959). As formas jovens se desenvolvem até a idade adulta sobre as plantas hospedeiras (Carbonell, 1981).

Neste trabalho, serão abordadas as seguintes questões sobre a seleção de plantas hospedeiras pelo gafanhoto *C. aquaticum* no Pantanal de Poconé, Mato Grosso: 1) quais são as plantas utilizadas para alimentação e oviposição no campo?; 2) existe diferença entre a preferência alimentar (entre indivíduos e entre sexos) no campo e no laboratório,?

Este estudo faz parte do Projeto Ecologia do Pantanal, Programa SHIFT (Studies on Human Impact on Forests and Floodplains in the Tropics) de cooperação técnico-científica Brasil/Alemanha. O projeto é patrocinado pelo CNPq, IBAMA e DLR e executado pela Universidade Federal de Mato Grosso, Fundação Estadual do Meio Ambiente (MT) e Max-Planck Institut für Limnologie (MPI).

## **2. Revisão da literatura:**

### **2.1. Definições:**

O uso dos mesmos termos com diferentes significados na literatura tem gerado confusões e discussões semânticas que podem desviar a investigação da problemática central: os mecanismos envolvidos na evolução da seleção das plantas hospedeiras e conseqüentemente da largura da dieta de insetos fitófagos.

A preferência alimentar pode ser descrita em termos da relação entre as abundâncias relativas e absolutas de todos os alimentos potenciais, o risco de cada alimento e a sua proporção na dieta, o que provavelmente não permanece constante no tempo e no espaço (Emlen, 1966). Esta, por sua vez, é uma característica específica da espécie, embora, em alguns casos, possa ser modificada pela experiência (Hassell & Southwood, 1978). Alguns autores, entretanto, consideram estas definições simplistas por mascararem os complexos comportamentais envolvidos e ainda perpetuarem concepções errôneas sobre mecanismos comportamentais (Miller & Strickler, 1984; Hassell & Southwood, 1978; Singer, 1986).

Miller e Strickler (1984) distinguem os termos preferir, selecionar e aceitar. Preferir, do latim "praeferere", levar à frente, significa antepor, dar primazia, querer antes, enquanto selecionar significa extrair algo dentre outras coisas com base na distinção de qualidades, isto é, a seleção é uma escolha fundamentada. Aceitação significa simplesmente que ocorre consumo. Para Miller e Strickler (1984), o que muitos autores consideram preferência por hospedeiras seria aceitabilidade.

Outros conceitos importantes nos estudos sobre amplitude de nicho também são apresentados na literatura com diferentes definições. As dietas dos herbívoros, por exemplo, podem ser definidas como monófagas,

oligofagas e polífagas . As várias definições são baseadas fundamentalmente no taxa considerado.

a) Monofagia: pode significar se alimentar de uma espécie (Crawley, 1983;) ou poucas espécies ou gêneros de planta (Braker, 1989a) ou uma família (Strong *et al.*, 1984).

b) Oligofagia: as espécies oligofagas, são menos seletivas, mas discriminam entre plantas hospedeiras (Braker, 1989a). Se alimentam de um número limitado de espécies de plantas (Crawley, 1983), ou um gênero da mesma família (oligofagia estreita - Le Gall, 1989; Braker, 1989a) ou de muitos gêneros da mesma família ou de poucas famílias estreitamente relacionadas (oligofagia ampla) ( Braker, 1989a).

c) Polifagia: significa se alimentar de muitas espécies de plantas hospedeiras pertencentes a muitos taxa não relacionados (Braker, 1989a). Entretanto, um inseto pode ser considerado polífago por atacar várias espécies de plantas, mas ao mesmo tempo monófago por se alimentar apenas de um tipo específico de tecido (Strong *et al.*, 1984). A oligofagia ampla e a polifagia são virtualmente sinônimos de generalização (Crawley, 1983).

Especialização e generalização são também conceitos fundamentais na evolução da largura da dieta e a evolução destas tem sido alvo de intensos debates na literatura (Bernays & Graham, 1988; Ehrlich & Murphy, 1988; Futuyma & Moreno, 1985; Jermy, 1988). Estes conceitos podem estar baseados não apenas no taxa considerado, mas também na escala geográfica, no tecido ou na composição química da planta utilizados.

Espécies são ditas especialistas se consomem plantas de uma única espécie, um gênero ou uma família (Futuyma, 1976). Entretanto, espécies generalistas ao longo de sua distribuição geográfica, podem ser especialistas localmente (Fox & Morrow, 1981). Um inseto que se alimenta de um gênero pode ser mais especializado que um que se alimenta de muitos gêneros.

Mas, se no segundo caso, estes gêneros são quimicamente e morfológicamente similares, estas espécies podem não diferir na largura de dieta sob o ponto de vista fisiológico (Futuyma & Moreno, 1985).

Teoricamente, especialização e generalização podem ser definidas com referência a determinados eixos do nicho n-dimensional de Hutchinson (1978). Como na prática a medida quantitativa da amplitude do nicho pode ser difícil, é comum na literatura o uso de contrastes não quantitativos entre espécies especialistas e generalistas (Futuyma & Moreno, 1985).

## **2.2. Estudos sobre largura de dieta - abordagens:**

Os estudos sobre largura de dieta seguem basicamente duas abordagens teóricas. A primeira engloba fatores importantes como agentes seletivos na evolução da seleção de alimento por insetos herbívoros como: conteúdo, concentrações e distribuição de nutrientes (Messina, 1982; Stockhoff, 1993), compostos químicos secundários (Thompson, 1988a; Schultz, 1988; Rausher, 1988; Ehrlich & Murphy, 1988; entre outros), capacidades sensoriais de insetos em encontrar a planta hospedeira (Jermy, 1984, 1988), a mobilidade (Otte & Joern, 1977), competidores, imprevisibilidade ambiental (Otte & Joern, 1977), predação (Bernays & Graham, 1988) e fatores históricos (Otte & Joern, 1977). A segunda procura construir modelos matemáticos predizíveis de escolha de alimento, ou seja, os modelos de forrageamento ótimo.

## 2. 2.1. Fatores que influenciam largura de dieta:

### 2. 2.1. 1. Composição química da planta hospedeira:

A qualidade dos recursos está relacionada a vários fatores como tecido, estágio de crescimento e valor nutricional da planta (Scriber, 1984). Entretanto, adaptação à qualidade nutricional da nova hospedeira parece ser um processo secundário (Jermy, 1984; Coley *et al.*, 1985). A seleção de plantas hospedeiras é um processo principalmente comportamental, sendo governado primariamente por quimiorrecepção. Portanto, as interações específicas inseto/planta resultam provavelmente de mudanças evolutivas nos sistemas quimiosensoriais do inseto (Jermy, 1984). As defesas químicas da planta teriam, então, papel primário na evolução destas interações.

Uma das questões relevantes nos estudos das interações herbívoro/planta seria entender porque plantas diferem no comprometimento com estas defesas a nível metabólico e ainda em sua susceptibilidade a herbívoros (Coley *et al.*, 1985). Procurando responder a esta pergunta várias hipóteses foram lançadas na literatura:

1 - Hipótese da "Aparência" (Feeny, 1976) e Hipótese da "Previsibilidade da planta" (Rhoades & Cates, 1976): estabelecem que plantas ou tecidos aparentes ou previsíveis contêm compostos convergentes, de digestibilidade reduzida, requeridos em altas concentrações, os quais não são prontamente susceptíveis a contra adaptação. Este tipo de defesa quantitativa seria efetiva contra herbívoros especialistas e generalistas. Ao contrário, plantas e tecidos efêmeros ou não aparentes seriam defendidas por químicos tóxicos, divergentes e de baixo custo metabólico (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976). Estas corresponderiam a plantas de estágios iniciais de sucessão e representariam melhor fonte de alimento para

herbívoros generalistas que aquelas de estágios tardios de sucessão ou de clímax (Cates & Orians, 1975).

2 - Hipótese da "Disponibilidade de recurso" (Coley, 1983): como hipótese alternativa à anterior, Coley (1983) propôs que a qualidade do habitat, ou seja, a disponibilidade de nutrientes no solo, seria a principal força seletiva agindo sobre a evolução de diferentes sistemas de defesa. Folhas com tempo de vida mais curto frequentemente têm altas capacidades fotossintéticas e altos conteúdos de nitrogênio o que as podem tornar favoráveis a herbívoros. Os altos níveis de defesa vistos em plantas de estágios tardios em relação as de iniciais (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976) poderiam ser o resultado da qualidade microlocal e não aparência da planta.

Bryant *et al.* (1983) examinando diferenças entre respostas de plantas lenhosas e gramíneas a herbívoros vertebrados, concluíram que o balanço carbono-nitrogênio no solo afeta fortemente a palatabilidade da planta e conseqüentemente, as respostas à herbivoria tanto na escala de tempo ecológica como evolutiva. Em ambientes com baixa disponibilidade de nitrogênio as defesas químicas são à base de carbono. Em locais com alta disponibilidade de nitrogênio ou baixa concentração de carbono, as defesas à base de carbono declinam e defesas baseadas em nitrogênio tornam-se mais importantes (Bryant, 1987; Larsson *et al.*, 1986).

Rathcke (1985) não encontrou sustentação para a hipótese da aparência ao menos no que se refere a imprevisibilidade associada ao escape a forte seleção para defesas. Considerou que as defesas de plantas podem estar relacionadas mais à taxa de crescimento e longevidade das folhas que ao risco de herbivoria causado pela previsibilidade no espaço e no tempo. Isto está de acordo com a hipótese da disponibilidade de recurso, elaborada por Coley (1983).

Ambas as teorias, aparência e disponibilidade, sugerem, portanto, que status sucessional poderia estar correlacionado com investimento em defesa. Entretanto, Feeny (1976) e Rhoades e Cates (1976) atribuíram este padrão ao aumento em aparência através do tempo, enquanto Coley (1983) e Coley *et al.* (1985) sugeriram que esta correlação ocorre por causa do decréscimo na disponibilidade do recurso, e ainda, taxas inerentes de crescimento.

Os poucos dados disponíveis para macrófitas são, no mínimo, superficialmente consistentes com as hipóteses de aparência e disponibilidade de recursos. Medidas de conteúdo fenólico em vários tipos de vegetação permitem, no mínimo, um teste parcial para a predição de ambas hipóteses. O conteúdo de defensivos químicos está positivamente associado com duração do tempo de vida (Lodge, 1991).

3 - "Indução de defesas": a química da planta pode ser alterada por ataque de herbívoros (Carroll & Hoffman, 1980; Karban, 1987; Green & Ryan, 1972; Fernandes, 1990; Haukioja, 1980; Karban & Myers, 1989) com consequente produção de defesas.

4 - A Hipótese do "Estresse da planta" (White, 1969, 1976, 1978, 1984; Mattson & Haack, 1987a) postula que quando plantas são estressadas por certas mudanças no padrão de clima, tornam-se mais susceptíveis ao ataque de herbívoros, por causa da reduzida síntese de proteína e aumento de aminoácidos nos tecidos. Isto poderia causar explosões populacionais dos herbívoros.

5 - "Hipótese Climática": acoplada a anterior, a hipótese climática (Mattson & Haack, 1987b) propõe que uma série de estações favoráveis para sobrevivência do herbívoros capacita as populações alcançarem níveis epidêmicos. Tal aumento populacional pode resultar diretamente dos efeitos da temperatura ou indiretamente, através do impacto sobre qualidade da planta.

6 - Hipótese do vigor da planta ( Price *et al.*, 1987a, 1987b; Price, 1991): propõe que módulos de plantas e/ou plantas inteiras que crescem vigorosamente tornando-se relativamente maiores que os demais módulos ou plantas são preferidos por certos tipos de herbívoros.

Embora esta hipótese aparentemente seja contrária a hipótese do estresse da planta, o autor as considera apenas os extremos de um espectro de interações planta-herbívoro. Os mecanismos pelos quais certos herbívoros preferem ramos mais vigorosos poderiam estar relacionados tanto com a previsibilidade dos tecidos ou da planta (Feeny, 1976) como disponibilidade de recurso no solo (Coley, 1983). Ambas resultariam em sistemas químicos de defesa anti-herbívoro e diferenças na performance da prole entre os ramos de diferentes tamanhos.

#### 2.2.1.2. Outros fatores:

A dieta real pode ser significativamente mais estreita que a determinada pela química da planta, porque ela também depende de outras variáveis ecológicas (Jaenike, 1990; Smiley, 1978). Idade e carga de ovos, por exemplo, são variáveis que podem influenciar no comportamento de oviposição. Insetos mais velhos ou aqueles que carregam muitos ovos tendem a aceitar hospedeiros de baixa qualidade (Jaenike, 1990). Além disso, hábitos alimentares também podem representar refúgios de competição ou exílios aos quais os insetos foram confinados pela evolução de mecanismos de defesa de planta (Jermy, 1984).

Como a planta não é apenas o recurso mas também o habitat do inseto (Le Gall, 1989), a proteção contra predação e clima (Otte & Joern, 1977) pode ser determinante na escolha da planta hospedeira. Predadores generalistas, como uma principal causa de mortalidade em muitos insetos, podem ter um

efeito importante sobre o uso de planta hospedeira (Jaenike, 1990), podendo constituir um fator seletivo favorecendo dietas mais estreitas em insetos fitófagos (Bernays & Graham, 1988; Fox & Morrow, 1981).

A proteção contra predação pode ocorrer através da provisão de locais de esconderijo e das toxinas da planta hospedeira (Otte & Joern, 1977). Smiley (1978) em seus estudos com *Heliconius* concluiu que a monofagia poderia se desenvolver inicialmente como um resultado de fatores ecológicos como predação e abundância da planta, ao invés das diferenças em palatabilidade de plantas hospedeiras. Presas crípticas podem competir por substratos e subdividir espécies de plantas ou partes de plantas com base no "background" que estas proporcionem. Quando as espécies são similares em aparência e dependem da coloração críptica para defesa contra predadores visuais, tendem a se alimentar de diferentes plantas (Otte & Joern, 1977).

Bernays e Graham (1988) consideram que inimigos naturais generalistas são a maior força seletiva para restringir "espectro de hospedeiro", embora muitos autores defendam que não exista evidência que outros fatores tenham qualquer impacto como a influência das defesas químicas (Ehrlich & Murphy, 1988; Schultz, 1988). São necessário estudos de campo mais detalhados mostrando os determinantes ecológicos da escolha de hospedeiro, movimento entre plantas e sobrevivência sobre a variação de hospedeiros em potencial para diferenciar entre as influências da química da planta, espaço livre de inimigos, abundância relativa de plantas, competição e modo de herbivoria (Thompson, 1988a).

A imprevisibilidade ambiental é outro fator determinante da largura da dieta segundo MacArthur e Wilson (1967). Espécies de gafanhoto que vivem no solo, por exemplo, se alimentam de maior variedade de plantas que espécies que habitam vegetação. Uma razão primária para isto seria o fato que gafanhotos tornam-se menos seletivos na medida que são privados de

alimento. É possível ainda usar o argumento da previsibilidade ambiental para explicar as vantagens da polifagia (Otte & Joern, 1977).

Para larvas de macrolepidóptera da zona temperada, no entanto, imprevisibilidade ambiental não implicou em nichos mais largos. Espécies que se alimentam primariamente de herbáceas são freqüentemente mais restritas a uma única família de plantas que espécies que se alimentam de folhas de árvores ou arbustos. Este modelo parece ser atribuível à coevolução das preferências para oviposição por determinadas hospedeiras com a evolução de sistemas de defesa da planta (Futuyma, 1976).

É preciso que a variação genética no uso de recursos também seja considerada na seleção da planta hospedeira. Existe pouca evidência se o uso de novos recursos é iniciada pela evolução de preferência alimentar, adaptação fisiológica ou coevolução destas características (Futuyma & Peterson, 1985). Jaenicke (1990) considera que "trade-offs" baseados geneticamente na performance da prole sobre diferentes hospedeiros explicam a prevalência da especialização em insetos e que a variação genética local no uso de hospedeiro não tem sido considerada nos modelos de uso de hospedeiro. Existe pouca evidência que variação geográfica no uso de hospedeiro seja baseada primariamente na variação entre populações de insetos (Jaenicke, 1990).

As fontes de seleção natural que podem favorecer a evolução da especialização ecológica na dieta, uso do habitat, ou tolerância fisiológica são muitas. Nenhum fator pode ser proposto a priori para explicar qualquer instância individual (Futuyma & Moreno, 1988). Existe pouca evidência sobre o efeito evolutivo da competição interespecífica na largura da dieta. Da mesma forma, embora predação, parasitismo e encontro para acasalamento sejam provavelmente fontes de seleção para especialização a evidência sobre seu papel é circunstancial (Futuyma & Moreno, 1988).

### 2.2.2. Modelos de forrageamento ótimo:

Os modelos de dieta ótima (Schoener, 1971; Pyke *et al.*, 1977) têm sido desenvolvidos para explorar “trade-offs” entre probabilidade de encontro e adequacidade (Miller & Strickler, 1984), e entre a fecundidade realizada do adulto e a aptidão média da prole (Jaenicke, 1990).

A adequacidade da planta é determinada pelas relações custo-benefício associadas a cada espécie de planta disponível no ambiente (Joern, 1979) e pode ser desmembrada em uma série de fatores, tais como defesa, nutrição, tolerância entre outros (Michaud, 1990).

Um postulado destes modelos é que forrageadores seriam capazes de expandir e reduzir sua variação na dieta com as mudanças na disponibilidade do recurso. Os modelos predizem que “fitness” é maximizado quando hospedeiros sucessivos potenciais são adicionados àqueles sendo consumidos (Miller & Strickler, 1984).

Courtney *et al.* (1989) propuseram um modelo de escolha de hospedeiro que permite que um animal mude sua dieta durante o tempo de vida. As principais predições deste modelo são:

- a) insetos podem mudar dieta, mas nunca tornam-se monófagos sobre plantas as quais previamente rejeitaram;
- b) carga de ovos pode afetar largura de dieta em fêmeas;
- c) comportamento condicionado de seleção de hospedeiro pode ser complexo, incluindo condicionamento cruzado para diferentes hospedeiros;
- d) variância genética para escolha de hospedeiro pode ser mantida em populações;

- e) correlações genéticas entre uso de diferentes hospedeiras novas e entre escolha de hospedeiro e fecundidade, poderiam ser significantes e positivas.

É improvável que modelos de custo-benefício e teoria de otimização forneçam uma teoria de predição potente da evolução da preferência por hospedeiros por insetos fitófagos. As condições iniciais da variação genética e circunstâncias ecológicas locais podem colocar populações sob quaisquer dos vários caminhos de evolução adaptativa (Futuyma, 1983).

### **2.3. Dieta de gafanhotos:**

As categorias de alimento de ortópteros incluem: produtos de plantas; material vegetal morto; plantas vivas; produtos animais; materiais de animais mortos; animais vivos. Em geral, os hábitos alimentares de diferentes estágios de vida de uma espécie são similares, embora algumas vezes sejam influenciados pelas mudanças estacionais na disponibilidade e condição do alimento (Gangwere, 1961) e processos de aprendizagem (Bernays & Bright, 1991).

Os acridoidea são sem exceção fitófagos e a seleção de alimento é governada por uma complexa série de fatores. Estes incluem a disponibilidade e o estado de desenvolvimento da planta e o comportamento, fisiologia e ecologia do inseto (Gangwere, 1961, Mulkern, 1967). Características físicas, tais como dureza e pilosidade, podem também influenciar no comportamento alimentar. Entretanto, para gafanhotos, a composição química da planta provavelmente é o fator mais importante na determinação de qual espécie é selecionada para alimentação e o quanto da mesma é consumido (Bernays & Chapman, 1978).

Compostos antibióticos são largamente distribuídos por todos os taxa de planta exceto para Graminae e poucas outras famílias isoladas (Bernays & Chapman, 1978). Portanto, insetos que adotam a estratégia de evitar antibióticos tenderão a ser graminívoros. A estratégia alternativa levará a polifagia se o inseto desenvolver uma tolerância para uma grande variedade de antibióticos mas se a tolerância é restrita a químicos específicos isto pode levar a oligofagia ou ainda monofagia entre dicotiledôneas (Bernays & Chapman, 1978).

A extensão da polifagia a nível do indivíduo (polifagia individual) entre gafanhotos não é bem conhecida (Bernays & Bright, 1993). Evidência indireta para polifagia individual pode ser encontrada no corpo crescente de estudos que indicam que quando gafanhotos têm misturas de plantas disponíveis, sua taxa de crescimento tende a ser mais alta que quando uma única espécie de planta é fornecida (Lee & Bernays, 1988).

Bernays e Bright (1991) examinaram a possibilidade da dieta mista ser muito importante para otimizar balanço de nutrientes. Indivíduos polífagos mudam itens alimentares e misturam ingestão mais freqüentemente quando se alimentam de duas fontes alimentares complementares que quando as duas fontes são nutricionalmente adequadas e idênticas. Algumas razões para o mecanismo de dietas mistas seriam (Bernays & Bright, 1993):

- a) diferentes químicos venenosos de diferentes plantas são diluídos na alimentação como um resultado da dieta mista (Freeland & Janzen, 1974), embora os mecanismos de tais misturas sejam potencialmente diversos;
- b) o valor da dieta para crescimento e reprodução depende não apenas da presença e quantidade de vários componentes, mas ainda mais do balanço entre eles (Southwood, 1972). A mistura permite um melhor balanço de nutrientes, existindo então mecanismos específicos para

selecionar apropriadamente entre alimentos com diferentes perfis de nutrientes (Bernays & Lee, 1988);

- c) a indução de conjuntos de enzimas de detoxificação como resultado de mistura freqüente, podem manter geralmente ampla capacidade para lidar com venenos, e proteger um indivíduo de sucumbir por altas doses ocasionais (Bernays & Bright, 1993).

A polifagia individual em gafanhotos constrata com outros grupos de insetos como Lepidoptera. Mesmo em larvas de lepidópteras altamente polípagos, os indivíduos tendem a ter uma estreita variação de hospedeiro, o que pode ser devido a limitações genéticas ou um resultado de experiência (Jermy, 1987). Comparados a lepidópteras e outros mastigadores de folha, acridídeos são os mais fortemente polípagos; poucas espécies são oligófagas e apenas raras são monófagas (Otte & Joern, 1977).

#### **2.4. Oviposição em gafanhotos:**

A maioria dos Acridoidea ovipõe no solo ou em detritos superficiais, mas algumas espécies ovipõe dentro de folhas e tecidos da planta, como já mencionado no capítulo anterior (Braker, 1989a, 1989b). As fêmeas são extremamente seletivas quanto ao local de oviposição, possuindo um conjunto especial de mecano-receptores e quimiorreceptores sobre o abdômen (Braker, 1989a). Vários fatores podem interagir para tornar a seleção do local de oviposição de importância crítica para o sucesso reprodutivo do indivíduo, tais como, a qualidade e microclima do solo, presença de predadores e parasitóides de desovas (Braker, 1989a).

Aparentemente, oviposição sobre plantas hospedeiras em gafanhotos é uma característica de espécies que ocupam habitats úmidos, como florestas tropicais úmidas e brejos. Os alagamentos nestes locais representam problemas para oviposição no solo devido à sensibilidade dos ovos ao balanço d'água. A inserção de ovos dentro de tecidos das plantas ou entre folhas dobradas poderia ser um meio para encontrar um microclima estável e balanceado dentro de um microhabitat climaticamente variável, além da proteção contra predadores (Braker, 1989a).

## **2.5. A espécie estudada - o gafanhoto *C. aquaticum*:**

O gafanhoto *C. aquaticum* apresenta adaptações para o meio aquático, tais como: alargamento das tíbias posteriores; presença de uma borda interna de cerdas rígidas e fortes nas tíbias posteriores, esporões tibiais e tarsos modificados, que adquirem aspecto naviforme, com a superfície dorsal escavada e área muito maior que a normal; aquisição de um recobrimento de pelos hidrófugos em certas zonas do corpo, que contribuiriam para a conservação de bolhas de ar, quando os insetos estão submersos (Roberts, 1978; Carbonell, 1957; 1981; Bentos-Pereira & Lorier, 1991). Os esporões evitam o deslizamento do inseto na superfície lisa das folhas, quando saltam (Carbonell, 1957).

*Cornops aquaticum* tem sido indicado para o controle biológico de *Eichhornia crassipes* (Bennet & Zowfer, 1968; Silveira-Guido & Perkins, 1975). Há várias décadas, muitos estudos vêm sendo desenvolvidos propondo a utilização de herbívoros para o controle biológico de macrófitas aquáticas em lagos e represas (Bennett, 1968, 1970; Warner, 1970; Andres

& Bennet, 1975; Cordo & DeLoach, 1978; Sands & Kassulke, 1986; Nunes, 1989; Vieira, 1989).

O controle de populações de macrófitas aquáticas muitas vezes é necessário em represas hidrelétricas e lagos artificiais devido a ocorrência do processo de eutrofização destes corpos d' água. Nestas condições as macrófitas podem causar sérios problemas, como deterioração da qualidade da água pelo aumento de substâncias orgânicas, diminuição do pH e do teor de oxigênio (Junk & Nunes de Mello, 1987).

### 3. MATERIAL E MÉTODOS:

#### 3.1. Áreas de estudo:

Os estudos foram realizados em três áreas: dois locais dentro da Fazenda Ipiranga ( áreas 1 e 2 ) e um local nas margens do Rio Bento Gomes (área 3). Estas áreas estão localizadas no Pantanal do Cuiabá / Bento Gomes / Paraguaizinho, também conhecido como Pantanal de Poconé, segundo classificação do Projeto Radambrasil /1982 (Allen & Valls, 1987, Fig. 1).

A primeira área estudada foi um corixo na Fazenda Ipiranga. Este corixo, chamado localmente por Corixo Birici, permanecia úmido ou alagado durante a estiagem (Fig. 2). Neste local, a espécie dominante era *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae), quando considerada apenas a parte emergente das macrófitas. Mesmo durante a seca esta espécie permanecia nas áreas úmidas. *Pontederia lanceolata* Nutt apresentava-se de forma esparsa durante o período de vazante e seca, praticamente desaparecendo durante a cheia. As coletas de gafanhotos e macrófitas foram feitas apenas nesta área.

Um segundo local estudado dentro da Fazenda Ipiranga foi um tanque próximo à sede da fazenda (Fig. 3). Este se apresentava em forma circular chegando a atingir na cheia, aproximadamente, 1,50m de profundidade máxima. Era recoberto por *E.azurea* durante a cheia e vazante. Durante a seca estas plantas ressecavam completamente. Ao redor do tanque, formavam-se campos de *P.lanceolata* durante a cheia, que também desapareciam por completo durante a seca.

A terceira área localizava-se fora da Fazenda, às margens do rio Bento Gomes, na proximidade do Parque de Exposições de Poconé. Apresentava-se com densos camalotes de *E.azurea* com alguns indivíduos de *E.crassipes*.

Este rio não seca durante a estiagem e as plantas se mantiveram vigorosas durante todo o ano (Fig. 4).

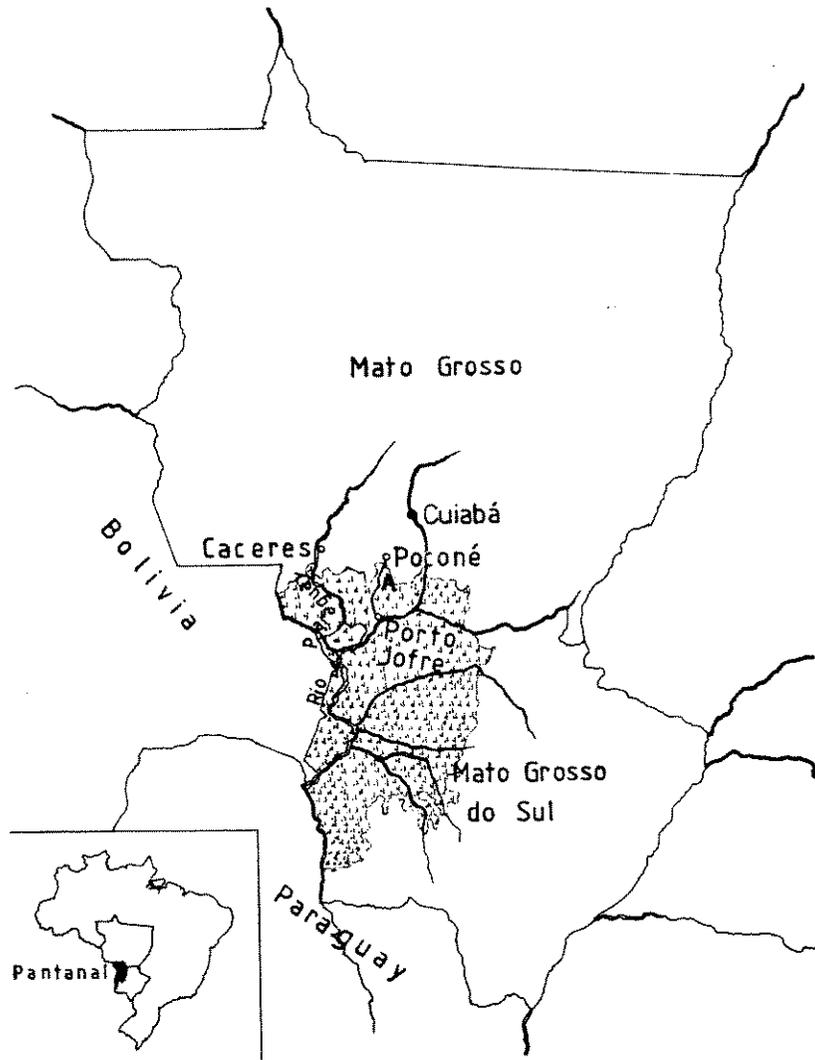


Figura 1: Mapa de localização da área de estudo, indicada pela letra A. A área sombreada corresponde ao Pantanal Matogrossense. (Heckman, 1994)



Figura 2: Área 1: Corixo Birici, Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé - MT.



Figura 3: Área 2: Tanque próximo à sede da Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé - MT



Figura 4: Área 3: margens do Rio Bento Gomes, Parque de Exposições, Poconé .

### 3.2. Hábitos alimentares no campo:

Foram feitas 38 viagens com intervalos que variaram de semanais, quinzenais a mensais para observações dos hábitos alimentares no campo e coleta de *C. aquaticum* (Fig. 5) para análise de conteúdo intestinal. 70 gafanhotos foram coletados no mês de maio, época da vazante e 70 em outubro, período da seca e conservados em álcool a 70% ( 35 machos e 35 fêmeas em cada mês).

No laboratório, o intestino anterior ou papo, era retirado ao se arrancar a cabeça do gafanhoto conforme técnica de Isely e Alexander (1949).

Apenas o conteúdo desta porção do tubo digestivo foi analisado. O material fresco foi mantido em hipoclorito de sódio por 10 minutos e lavado abundantemente em água corrente. Em seguida, corado com safranina por 5 minutos e novamente lavado. As lâminas foram preparadas em solução de glicerina e formol a 10% (6 partes de glicerina e 4 de formol) (Isely & Alexander, 1949; Mulkern & Anderson, 1959).

Para identificação do conteúdo intestinal foram confeccionadas duas coleções de referência: uma com lâminas dos tecidos das espécies de macrófitas aquáticas de folha emergente encontradas na área de estudo e outra com os conteúdos intestinais de gafanhotos alimentados em laboratório. Todo o conteúdo de cada intestino foi colocado em uma única lâmina devido ao seu tamanho reduzido. Todas as lâminas foram fotografadas.

### **3.3. Hábitos alimentares no laboratório:**

Cerca de 20 gafanhotos e amostras de macrófitas foram coletados semanalmente para realização dos testes alimentares em laboratório. Os insetos eram coletados com auxílio de uma rede entomológica e colocados em gaiolas teladas. As macrófitas foram levadas ao laboratório com auxílio de bacias e sacos plásticos com água. Estas coletas foram feitas no dia anterior ao início dos testes.

Antes de cada teste os gafanhotos foram mantidos em gaiolas sem alimentação durante 24 h. Este período foi rigorosamente respeitado, devido ao fato de que insetos privados de alimento e água por longos períodos tornam-se estressados e menos seletivos. Além disso, a ordem de preferência obtida nestas condições pode refletir a necessidade de balanço

hídrico e não exatamente a preferência alimentar (Szentesi & Bernays, 1984; Bernays, 1991; Emlen, 1966; Bernays & Bright, 1993; Lewis, 1982).

Cada inseto foi utilizado apenas uma vez para evitar a possibilidade de aprendizagem, o que poderia interferir nos resultados. A aprendizagem para associar os estímulos sensoriais de uma planta hospedeira com as consequências pós-ingestão poderia levar um herbívoro evitar ou limitar a ingestão de plantas tóxicas, e rejeitar plantas que foram inicialmente aceitas (Lee & Bernays, 1990; Bernays & Lee, 1988; Bernays & Bright, 1993).

As gaiolas utilizadas nos testes eram de armação de madeira, de (25x27x40) cm teladas, com vidro em uma das faces para facilitar a visualização e uma portinhola superior para manuseio dos insetos e plantas.

### 3.3.1. Testes de aceitabilidade:

Nos testes de aceitabilidade foram oferecidas 19 espécies de macrófitas separadamente a gafanhotos mantidos individualmente em gaiolas teladas. A planta inteira foi colocada na gaiola sobre um bandeja de polietileno contendo água trazida do campo. Foram feitas 10 repetições para cada espécie.

A planta foi considerada rejeitada quando o gafanhoto não se alimentava até sua morte. Quando este se alimentava prontamente da planta o teste era encerrado. Experimentos nos quais os insetos morreram nos dois primeiros dias foram excluídos dos resultados, porque a morte poderia ser atribuída a estresse e não necessariamente à rejeição da planta.

Foram atribuídas as seguintes categorias qualitativas de consumo de acordo com Johnson e Mündel (1987): nulo (0), leve (1), moderado (2) e severo (3). Este método permitiu que fosse estabelecido um primeiro "ranking" de preferência, não por espécies e sim grupos de espécies de

acordo com a categoria de consumo. Isto possibilitou se trabalhar com um menor número delas nos testes seguintes, que consideraram apenas as que apresentaram consumos severos. A associação entre a categoria de consumo e frequência de aceitação de cada espécie foi testada pelo método de Kendall (Conover, 1980).

### 3.3.2. Taxa de alimentação:

Para as 7 espécies de macrófitas mais consumidas no experimento anterior, foi medida a taxa de alimentação sobre cada uma delas. Neste experimento foi utilizada apenas a parte aérea das macrófitas. Esta foi pesada ( $PF_{IT}$ ) e colocada na gaiola com um gafanhoto por 24h. Decorrido este tempo, uma nova pesagem foi feita ( $PF_{FT}$ ). As plantas foram, então, secas em estufa até peso constante a  $70^{\circ}$  C para uma nova pesagem ( $PS_{FT}$ ). Para cada espécie de macrófita foram feitos 5 testes com machos e 5 com fêmeas, e para cada planta teste foi mantida uma planta-testemunha para medida da perda de água durante o experimento. As mesmas pesagens feitas para as plantas-teste também foram feitas para as plantas-testemunhas ( $PF_{IC}$ ,  $PF_{FC}$  e  $PS_{FC}$ ). Os testes foram feitos à temperatura e umidade ambientes. Os fragmentos de plantas no chão da gaiola também foram coletados para maior precisão das medidas de peso.

Em todos os experimentos os pecíolos cortados das folhas foram mantidas em um vidro com água, coberto com algodão para evitar perda d'água das mesmas. A perda de turgidez das folhas poderia interferir na ordem de preferência de gafanhotos em laboratório devido a alteração de repelentes ou estimulantes (Marquis & Braker, 1987; Bernays & Chapman, 1978; Lewis, 1984; Bernays & Lewis, 1986). Além disso, a própria excisão

da folha pode alterar localmente os estimulantes (Jones & Coleman, 1988) e a palatabilidade se esta não for mantida túrgida (Raina *et al.*, 1980).

É importante ressaltar que a técnica de discos foliares, tradicionalmente usada em testes de preferência alimentar em laboratório (Jones & Coleman, 1988; Richardson e Whittaker, 1982; Cates e Orians, 1975 entre outros) foi utilizada sem sucesso neste trabalho. Em questão de minutos, o disco ficava muito ressecado e mesmo plantas hospedeiras normalmente consumidas no campo e no laboratório eram rejeitadas.

A estimativa do consumo da planta pelo gafanhoto foi calculado a partir da seguinte equação (apêndice 1):

$$\text{CONS} = \frac{\text{PF}_{\text{IT}}}{1 + \frac{\text{PF}_{\text{IC}} - \text{PS}_{\text{FC}}}{\text{PS}_{\text{FC}}}} - \text{PS}_{\text{FT}}$$

onde:

$\text{PF}_{\text{IT}}$  = peso fresco inicial da planta-teste;  $\text{PF}_{\text{IC}}$  = peso fresco inicial da planta-testemunha;  $\text{PF}_{\text{FC}}$  = peso fresco final da planta-testemunha;  $\text{PS}_{\text{IT}}$  = peso seco final da planta-teste. (Obs.: esta equação permite uma estimativa do consumo para fins de comparação entre espécies, portanto, o valor calculado não corresponde a quantidade absoluta de tecido consumido).

Para verificar os efeitos das variáveis peso e sexo do gafanhoto e espécie da planta sobre o consumo da mesma, os resultados foram submetidos a uma análise de covariância e método de Tukey para comparação de médias a posteriori.

### 3.3.3. Preferência alimentar:

#### 3.3.3.1. Experimento 1:

No período de seca, em 02/11/93, foram oferecidas simultaneamente as espécies *Eichhornia azurea*, *Pontederia lanceolata* (ambas Pontederiaceae) e *Eleocharis minima* e *Eleocharis cf elegans* (ambas Ciperaceae). As partes aéreas das plantas utilizadas no experimento não apresentavam marcas de herbivoria. Estas foram colocadas equidistantes nos cantos de cada gaiola e o gafanhoto era deixado cuidadosamente no centro da mesma. A sequência espacial das espécies foi sempre a mesma em cada gaiola.

Para garantir a mesma proporção de cada recurso dentro de uma mesma gaiola, as plantas oferecidas possuíam a mesma biomassa. O procedimento para medidas de consumo foi o mesmo do item 4.2.2. Foram feitas 5 repetições para machos e 5 para fêmeas.

Ao final de 24 h, foram anotadas:

- a) a primeira espécie visitada nos primeiros 10 minutos;
- b) as espécies com marcas de herbivoria, o que forneceu a frequência de herbivoria sobre cada espécie de macrófita.

#### 3.3.3.2. Experimento 2:

No período de enchente, em 02/12/93, foi feito um segundo experimento utilizando-se 5 espécies de macrófitas. Foi acrescentada a espécie *Eleocharis cf acutangular* para se testar o efeito do aumento da oferta de itens alimentares sobre a preferência alimentar. O procedimento foi

praticamente o mesmo anterior com algumas modificações. Foram registradas:

- a) a primeira espécie de macrófita visitada, mas sem a restrição do tempo. Assim, foi possível incluir a primeira visita de cada teste independente do tempo que o gafanhoto levou para fazê-la;
- b) as espécies com marcas de herbivoria, como no experimento anterior;
- c) foram feitas observações das posições dos gafanhotos a intervalos de duas horas. Esta frequência de indivíduos sobre cada espécie permitiu verificar a utilização da planta não apenas como item alimentar, mas também como um sítio de repouso e possivelmente abrigo para os gafanhotos.

#### 3.3.3.3 Experimentos 3 e 4:

Para anular o efeito temporal entre experimentos com quatro e cinco espécies, e ao mesmo tempo comparar os resultados de testes com mesmo número de espécies realizados em diferentes períodos, estes foram repetidos no mesmo dia, em 22/12/93, época de cheia. O procedimento foi idêntico ao anterior. O experimento 3 foi realizado com quatro espécies e o experimento 4 com cinco espécies.

A frequência de gafanhotos sobre cada espécie (nos experimentos de 2 a 4) e a frequência de herbivoria sobre cada espécie (para todos experimentos) foram testadas através do teste de qui-quadrado. Os efeitos das variáveis sobre o consumo foram estimados por análise de covariância e método de Tukey para comparação de médias a posteriori (Zar, 1974).

### **3.4. Especificidade para oviposição:**

Amostras das espécies de macrófitas cujas dimensões de pecíolo poderiam abrigar desovas de *C. aquaticum* foram coletados semanalmente no campo. Em laboratório foram feitas medidas do comprimento total, comprimento e diâmetro do pecíolo de parte das folhas coletadas para verificar preferência por tamanho de pecíolo para oviposição. Estas então eram dissecadas para verificar a presença de desovas, suas dimensões e números de ovos.

Outra parte das macrófitas trazidas do campo era colocada em caixas de água de 500 litros ao ar livre. Estas caixas possuíam tampas com armação de madeira, teladas e com uma portinhola superior para manuseio dos insetos. Parte das macrófitas, foram mantidas em bacias de polietileno ao ar livre. O restante, foi distribuído em aquários no laboratório com luminosidade e temperatura ambientes.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Hábitos alimentares no campo:

#### 4.1.1. Observações de campo:

*Cornops aquaticum* era encontrado frequentemente sobre manchas de *Eichhornia azurea* (Sw.) Kuntl, *Pontederia lanceolata* Nutt, e *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, voando para fora delas apenas quando perturbado. Em geral, os gafanhotos ficavam concentrados em camalotes da primeira espécie, podendo ser encontrados de forma mais esparsa nos campos de *Pontederia lanceolata*. A terceira macrófita, foi observada apenas nas margens do Rio Bento Gomes, entre os camalotes de *E. azurea*.

Estes gafanhotos repousavam e se alimentavam tanto do pecíolo, como do limbo, fazendo marcas características facilmente reconhecíveis. Quando perturbados, escondiam-se atrás dos pecíolos e folhas, podendo voar para outras plantas localizadas a alguns metros de distância. O deslocamento geralmente era pequeno. Em locais onde as plantas estavam concentradas este deslocamento era de aproximadamente 3 metros. Em áreas de menor densidade das macrófitas, voavam até manchas mais próximas, sendo observados vôos de até 10 metros. Não foi observado deslocamento entre manchas distantes. Raramente foram vistos fora da área alagada, mesmo sobre plantas hospedeiras que estavam em locais recentemente ressecadas.

Além das espécies hospedeiras citadas, foram observadas marcas muito semelhantes às produzidas por *C. aquaticum*, nas macrófitas *Eleocharis cf elegans* e *E. paniculatus*. Estas marcas eram muito

diferenciadas daquelas feitas por outros grupos de herbívoros presentes nas plantas, como coleópteros e outros ortópteros.

Tanto machos como fêmeas eram de difícil visualização devido sua coloração críptica. Muitas vezes, foi necessário provocar alguma perturbação no meio, para que eles voassem e fossem vistos. Ambos são verdes, embora os machos possuam uma estreita faixa amarelada nas laterais da cabeça e pronoto. Os machos são mais leves e mais rápidos do que as fêmeas. Estes gafanhotos eram mais facilmente visíveis sobre *P. lanceolata* devido a própria arquitetura da planta. Estas possuem pecíolos mais finos e compridos e folhas menores quando comparados à *E.azurea* (Fig. 6 e 7). Evidentemente, quando mais densa estivesse a população de plantas mais difícil era a localização dos gafanhotos.

*C. aquaticum* mudou de cor durante o período de seca. Enquanto nos períodos de cheia e vazante (dezembro a maio) machos e fêmeas eram verdes, durante a seca se tornavam marrons. Embora houvesse alimento disponível durante este período, a mortalidade era muito alta sendo comum encontrar vários gafanhotos mortos sobre as macrófitas. Durante esta época, as folhas de *E.azurea* também ficavam marrons, mesmo aonde ainda existia água.

Quanto a possíveis predadores de *C. aquaticum* foram observadas tentativas de predação por peixes, quando os gafanhotos mergulhavam. Outros predadores em potencial foram observados no campo. Algumas aves foram vistas se alimentando de invertebrados sobre as macrófitas aquáticas, como o cafezinho (*Jacana jacana*) e o bem-te-vi (*Pitangus sulphuratus*).

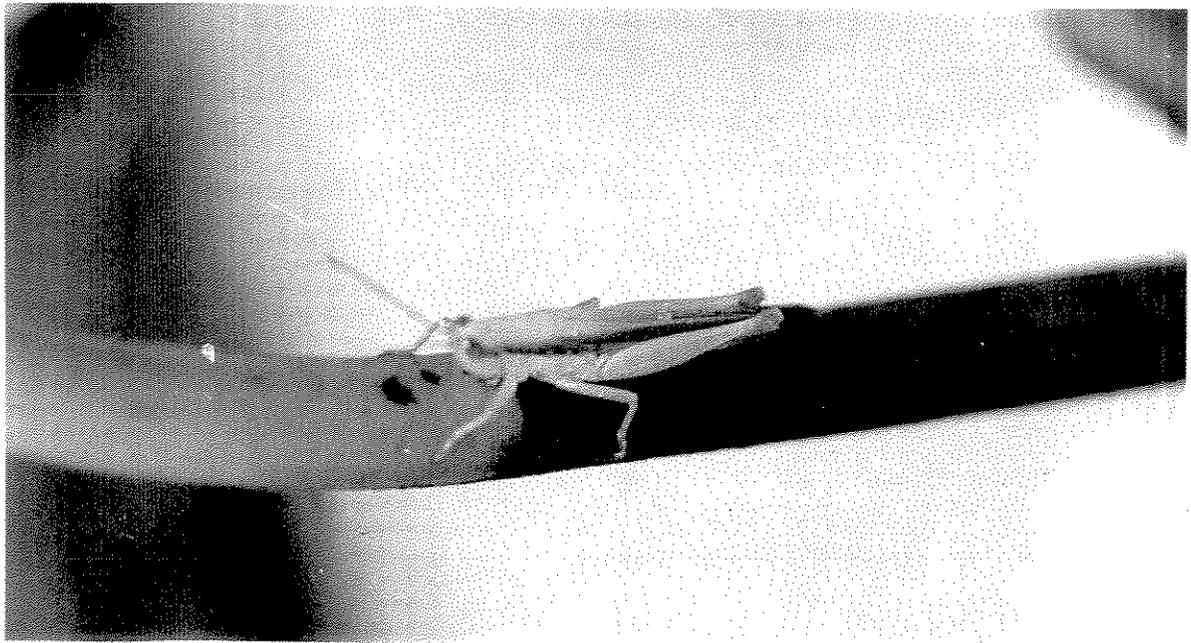


Figura 5: *C.aquaticum* (macho) sobre pecíolo da espécie hospedeira *E. azurea* (Pontederiaceae)



Figura 6: *Pontederia lanceolata*. Em destaque as marcas de herbivoria produzidas por *Cornops aquaticum*.



Figura 7: *Eichhornia azurea*. Em destaque as marcas de herbivoria produzidas por *Cornops aquaticum*

O nível d'água no corixo Birici apresentou grande oscilação entre os períodos de seca e cheia de setembro de 1992 a dezembro de 1993 (Fig. 8). As temperaturas médias, máximas e mínima mensais da Fazenda Ipiranga são mostradas na Fig. 9. Durante o período de seca, entre os meses de maio e outubro, as amplitudes térmicas foram grandes sendo que no mês de julho houve dia em que a variação foi de  $18^{\circ}\text{C}$  (mín. 9 e max. 27).

Os valores da umidade média mensal não variam muito, como mostra a Fig. 10, embora entre os meses maio e outubro, as mínimas foram mais acentuadas. Isto é esperado, já que este corresponde ao período de estiagem.

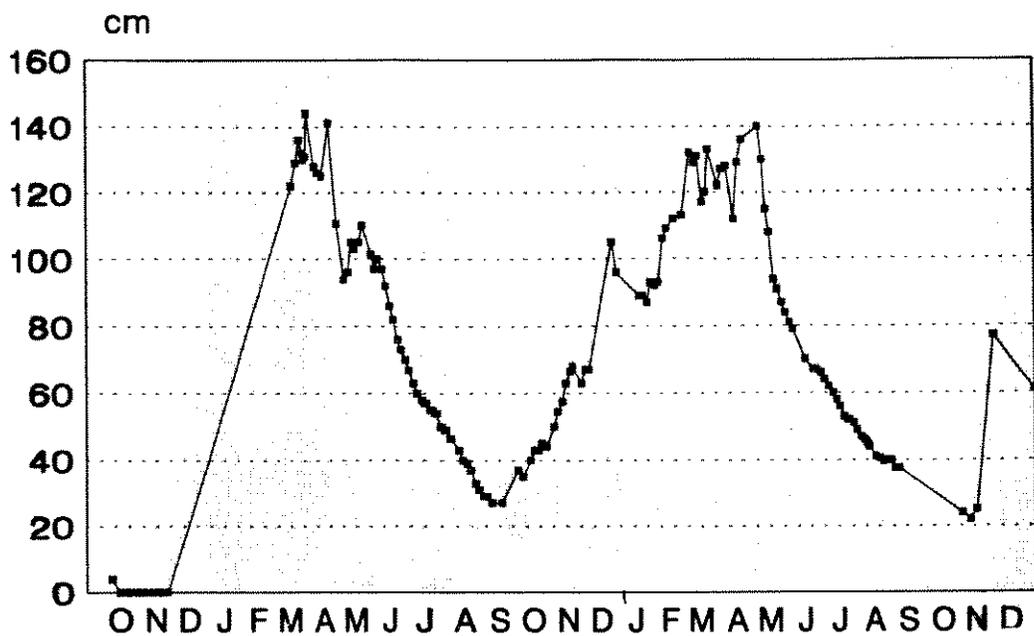


Figura 8: Variação do nível da lâmina d'água na Área 1, Corixo Birici, Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé - MT (1993)

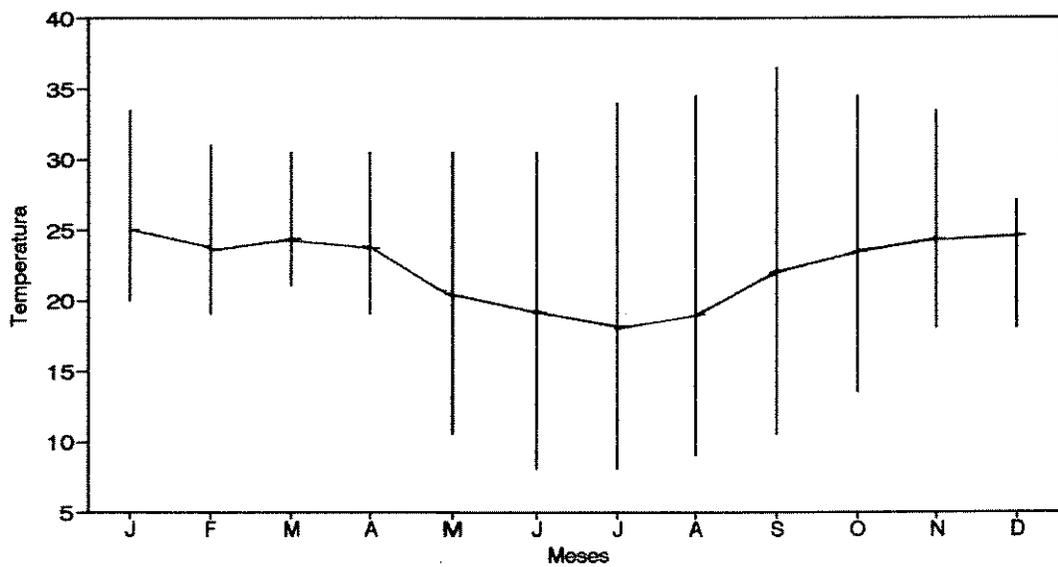


Figura 9: Variação das temperaturas mensais (médias, máximas e mínimas), Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé - MT (1993)

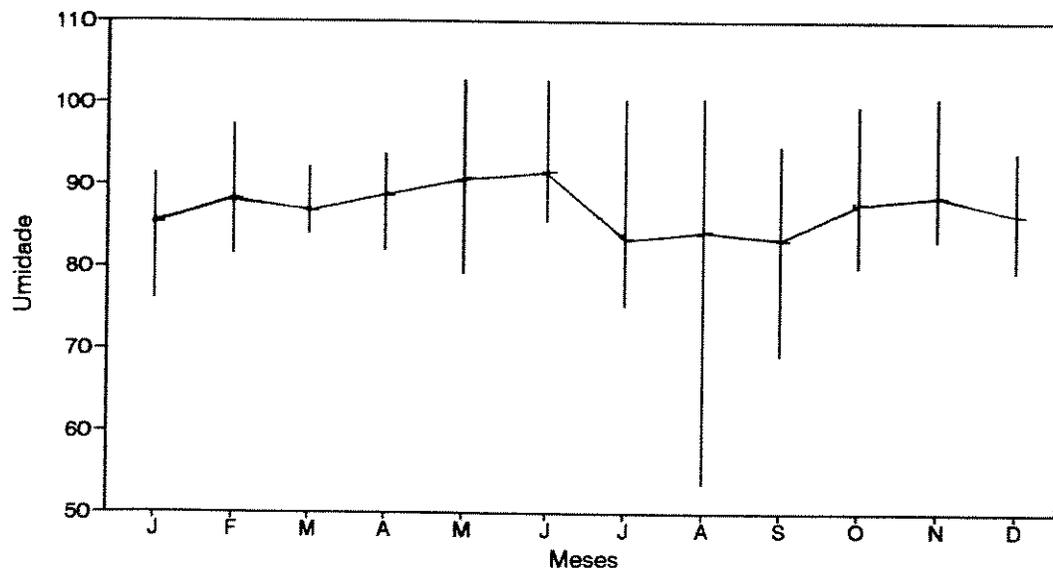


Figura 10: Variação mensal da umidade relativa do ar (médias, máximas e mínimas), Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé - MT (1993)

#### 4.1.2. Preferência alimentar no campo:

Foram feitas lâminas histológicas das seguintes espécies de macrófitas:

*Alternanthera phylloxeroides* (Mart.) Grès (Amaranthaceae);

*Caperonia castaneifolia* (L.) St. Hil. (Euphorbiaceae);

*Diodia* cf. *Kuntzii* (Rubiaceae);

*Eichhornia azurea* (Schwartz) Kunth (Pontederiaceae)

*Echinodorus paniculatus* Mich (Alismataceae);

*Echinodorus* sp. (Alismataceae);

*Eleocharis* cf. *acutangular* (Cyperaceae);

*Eleocharis* cf. *elegans* (Vahl) R & S (Cyperaceae);

*Eleocharis minima* Kunth (Cyperaceae);  
*Hydrolea* cf. *spinosa* L. (Hydrophyllaceae);  
*Hyptis* cf. *lorentziana* O. Hoffm (Lamiaceae)  
*Ipomoea carnea* Jacq ssp. *fistulosa* (Mart & Choisy) (Convolvulaceae);  
*Ipomoea* cf. *aquatica* Forskal Austin (Convolvulaceae);  
*Justicia laevilinguis* (Acanthaceae);  
*Ludwigia inclinata* (L.f.) Raven (Onagraceae);  
*Ludwigia sedioides* (H.B.K.) Hara (Onagraceae);  
*Nymphoides* aff *indica* (L.) Kuntze (Menyanthaceae);  
*Pontederia lanceolata* [syn: *Pontederia chordata* L. var. *lanceifolia* (Muhl)  
(Pontederiaceae);  
*Salvinia* cf. *auriculata* Aubl (Salviniaceae).

Não foi possível distinguir estruturas de *E. azurea* e *P. lanceolata* nas lâminas de conteúdo intestinal de gafanhotos coletados no campo, embora existissem diferenças quando se observava lâminas dos tecidos de ambas as plantas a fresco (Fig. 11 e 12). Isto porque diferenças como tamanho de células, por exemplo, são difíceis de serem percebidas quando são examinados conteúdos intestinais, nos quais os tecidos estão muito danificados. Entretanto, a distinção entre estas espécies e as outras presentes na área foi feita facilmente (Fig. 11 a 16).

Do total de 140 intestinos analisados, foi possível identificar o material de 105 deles (75%). 102 intestinos continham tecidos de Pontederiaceae (97%), 2 continham tecidos de *Eleocharis* e 1 de *Echinodorus*. Apenas uma espécie, encontrada no intestino de um macho coletado durante a vazante não foi identificada. O restante do material (34 lâminas) estava muito danificado sendo difícil o reconhecimento dos tecidos.

Dos intestinos dos gafanhotos coletados durante a vazante e seca, 74,3% e 71,4%, respectivamente, continham tecidos de Pontederiaceae, ou seja, *E. azurea* ou *P. lanceolata* (Fig. 17). Se considerado o sexo do gafanhoto, tanto machos como fêmeas consumiram em sua maioria Pontederiaceae no campo (Fig. 18).

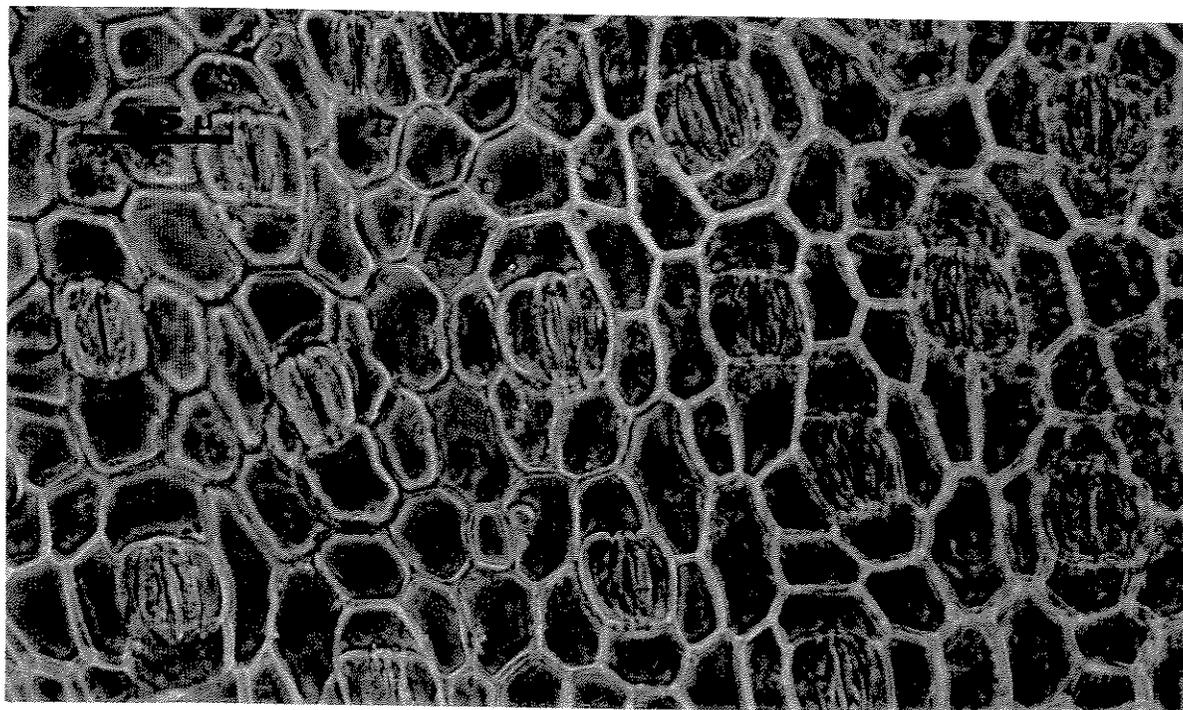


Figura 11: Corte histológico do limbo de *Eichhornia azurea* (coleção de referência)

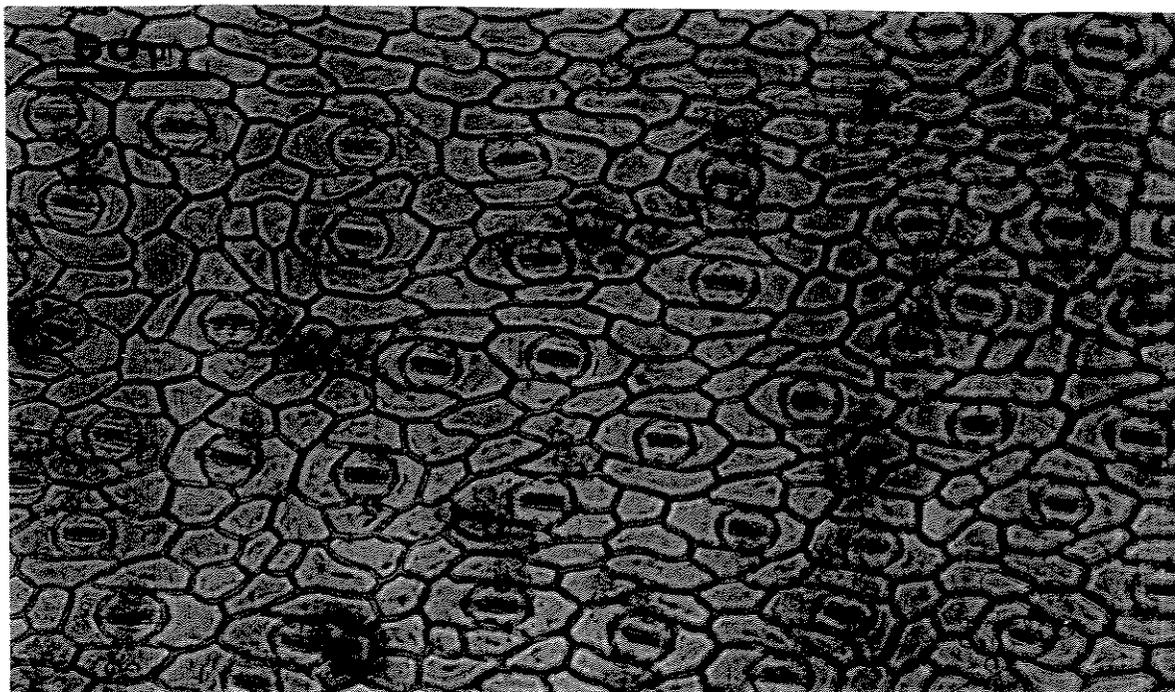


Figura 12: Corte histológico do limbo de *Pontedeira lanceolata* (coleção de referência)

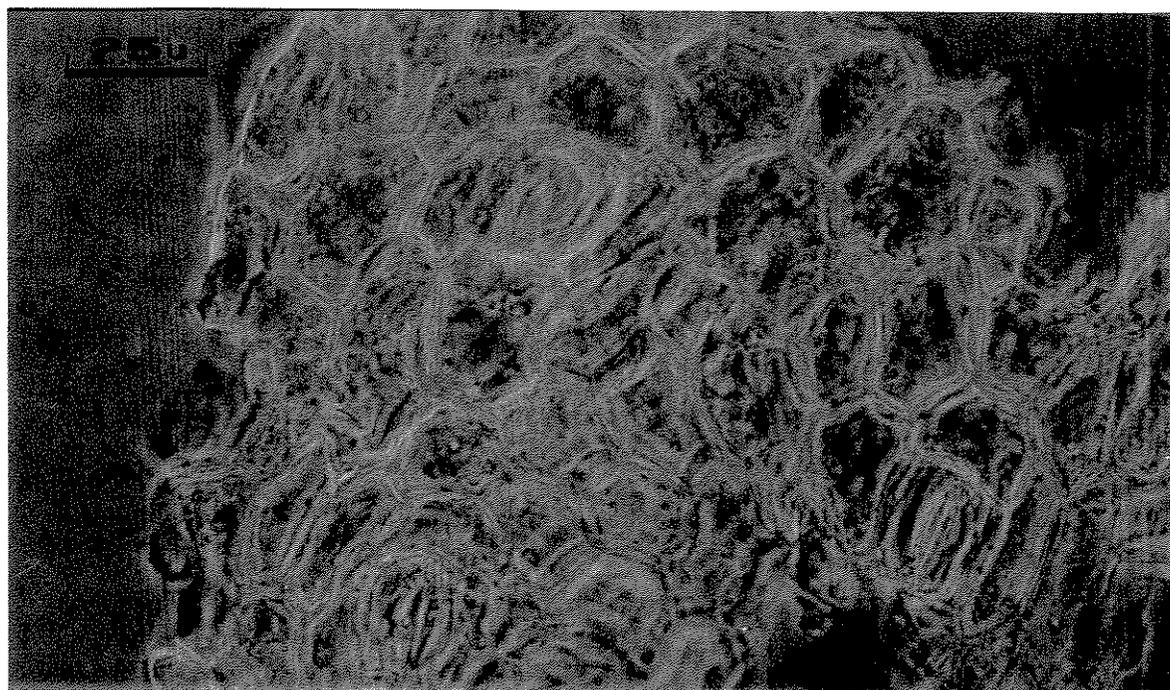


Figura 13: Tecidos de *Eichhornia azurea* no conteúdo intestinal de *Cornops aquaticum* alimentado em laboratório (coleção de referência).

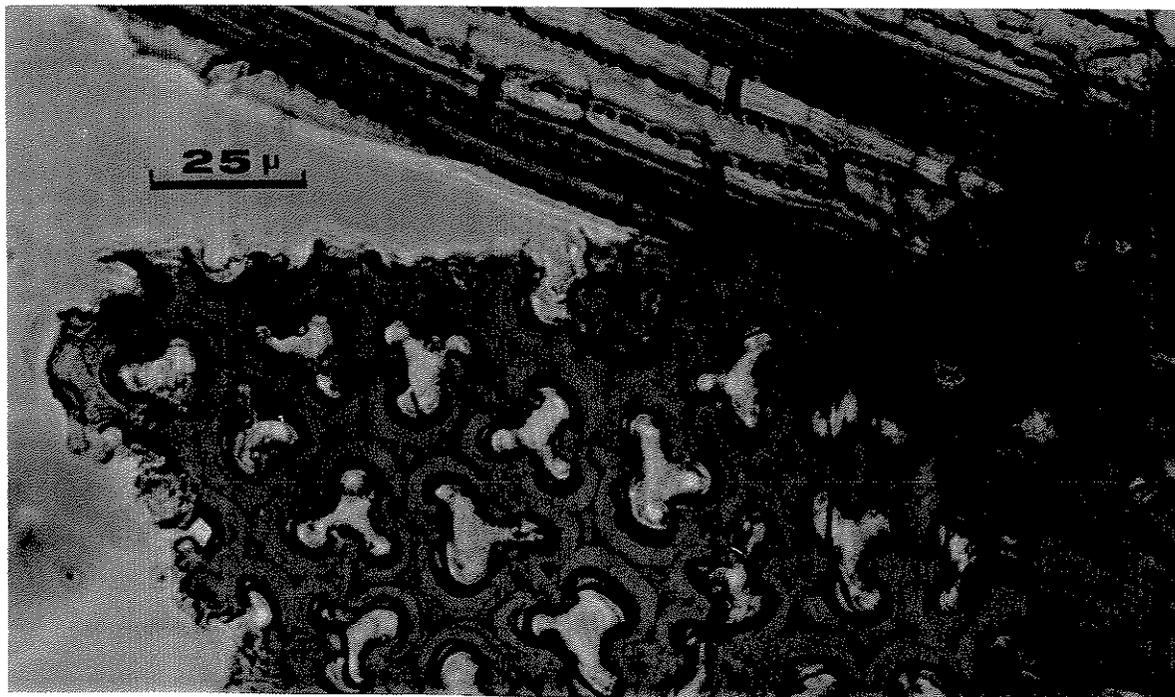


Figura 14: Tecidos de *Eleocharis elegans* no conteúdo intestinal de *Cornops aquaticum* alimentado em laboratório (coleção de referência)

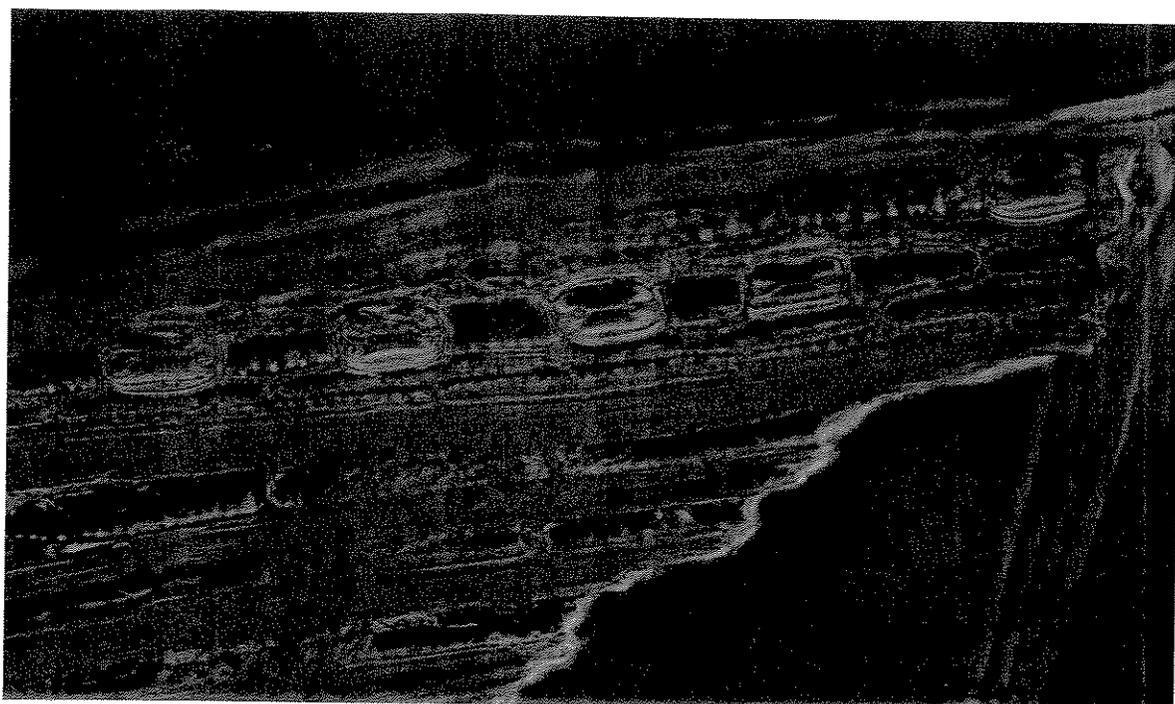


Figura 15: Tecidos de *Eleocharis minima* no conteúdo intestinal de *Cornops aquaticum* alimentado em laboratório (coleção de referência)

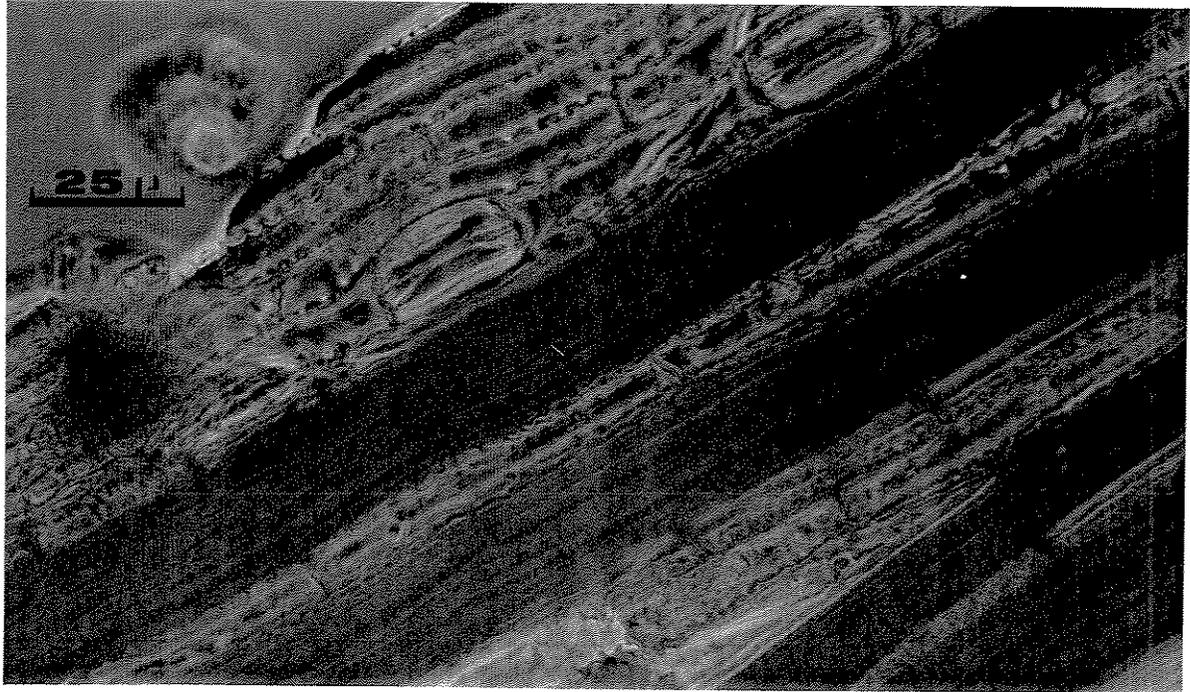


Figura 16: Tecidos de *Eleocharis acutangula* no conteúdo intestinal de *Cornops aquaticum* alimentado em laboratório (coleção de referência)

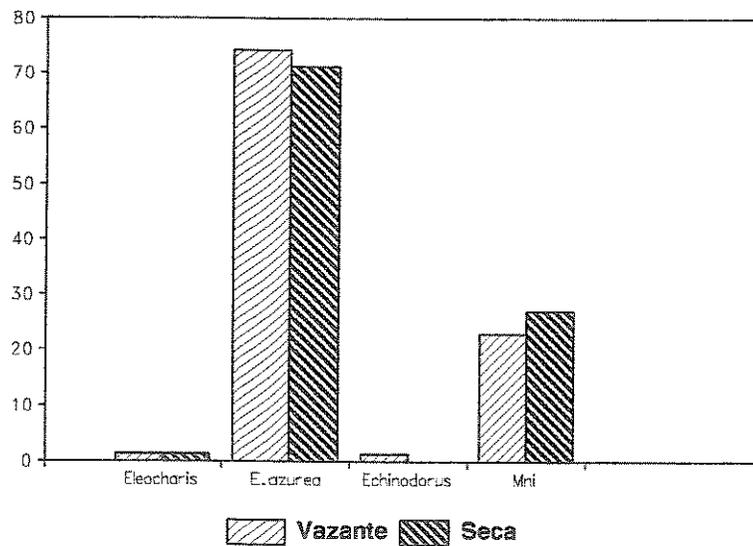


Figura 17: Frequência de espécies de macrófitas e de material não identificado nas 70 lâminas de conteúdo intestinal de gafanhotos coletados na vazante e seca. (Mni = tecidos e espécies não identificados).

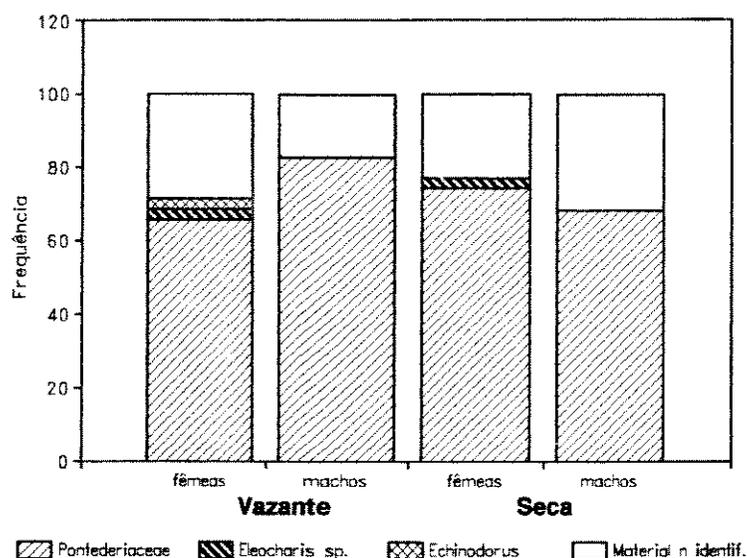


Figura 18: Porcentagem de espécies de macrófitas aquáticas nos intestinos de fêmeas e machos coletados na vazante e seca

## 4.2. Hábitos alimentares no laboratório:

### 4.2.1. Testes de aceitabilidade:

Das 19 espécies de macrófitas correspondentes a 13 famílias, 16 espécies pertencentes a 12 famílias foram aceitas, sendo que apenas 7 foram muito consumidas (tab. 1). As categorias de consumo atribuídas foram positivamente correlacionadas com a frequência de aceitação da espécie de macrófita pelo gafanhoto, ou seja, plantas mais frequentemente aceitas são também mais danificadas ( $\tau = 0,784$ ;  $N = 19$ ;  $P < 0,01$ ).

De um modo geral, quando o gafanhoto era colocado sobre a planta fazia movimentos com as antenas, podendo tocá-la com as mesmas e

posteriormente com o aparelho bucal. Em alguns casos, como sobre *Ipomoea*, o inseto ao ser colocado sobre a planta, saltava imediatamente para as paredes da gaiola.

Machos e fêmeas rejeitaram *Alternanthera phylloxeroides*, *Ipomoea carnea* e *Ipomoea* cf. *aquatica*. Além destas machos rejeitaram *Hyptis* cf. *lorentziana* enquanto fêmeas rejeitaram *Nymphoides* aff *indica*, *Salvinia* cf. *auriculata*.

As espécies aceitas com maior frequência foram *Eichhornia azurea*, *Pontederia lanceolata*, *Echinodorus paniculatus* e *Ludwigia inclinata* (Fig.19). Entretanto, considerando a categoria de consumo esta última foi apenas levemente consumida. As espécies mais consumidas foram as três primeiras já citadas e *Caperonia castanaefolia*, *Echinodorus* sp., *Eleocharis acutangular*, *Eleocharis* cf. *elegans* e *Eleocharis minima*, embora não tenham sido sempre aceitas.

Tabela 1 - Espécies de macrófitas aquáticas oferecidas frequência de aceitação e categoria de consumo (1 = nulo, 2 = leve, 3 = moderado, 4 = severo) produzido por *C. aquaticum* em laboratório .

Famílias	Espécies	Número	Aceitação	Consumo
Acanthaceae	<i>J. laevilinguis</i>	1	9	1
Alismataceae	<i>Echinodorus</i> sp	2	10	3
	<i>E. paniculatus</i>	3	9	3
Amarantaceae	<i>A. phylloxeroides</i>	4	1	0
Cyperaceae	<i>E. acutangular</i>	5	9	3
	<i>E. elegans</i>	6	9	3
	<i>E. minima</i>	7	9	3
Convolvulaceae	<i>I. aquatica</i>	8	0	0
	<i>I. carnea</i>	9	0	0
Euphorbiaceae	<i>C. casteneifolia</i>	10	9	3
Hydrophyllaceae	<i>H. spinosa</i>	11	5	1
Lamiaceae	<i>H. lorentziana</i>	12	1	1
Menyanthaceae	<i>N. indica</i>	13	1	0
Onagraceae	<i>L. inclinata</i>	14	10	1
	<i>L. sedioides</i>	15	5	1
Pontederiaceae	<i>E. azurea</i>	16	10	3
	<i>P. lanceolata</i>	17	10	3
Rubiaceae	<i>D. kuntzii</i>	18	3	1
Salviniaceae	<i>S. auriculata</i>	19	1	1

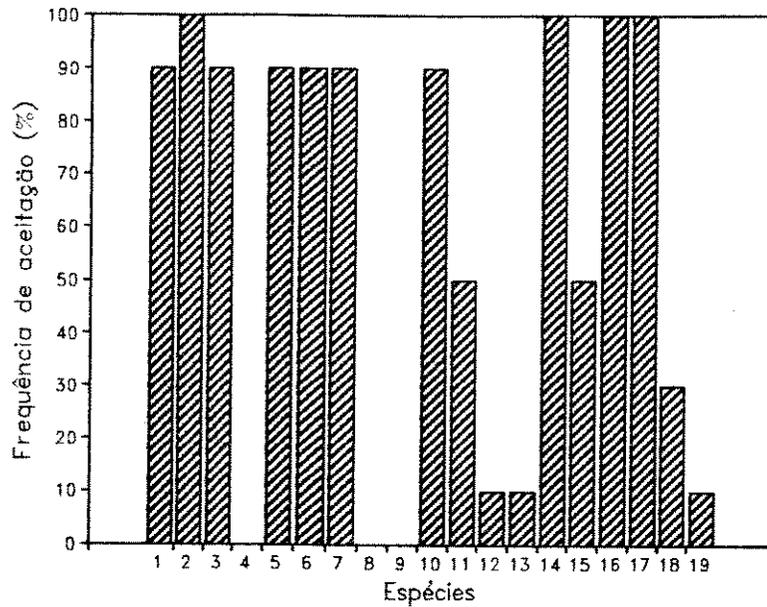


Figura 19: Frequência de aceitação de espécies de macrófitas aquáticas por *Cornops aquaticum* em laboratório. Os números no eixo X se referem a tabela 1.

#### 4.2.2. Taxa de alimentação:

Não houve diferença significativa entre o consumo de macrófitas por machos e fêmeas ( $P > 0,05$ ; Fig. 20), embora houvesse diferença de pesos entre sexos (Fig. 21). O peso do gafanhoto, portanto, não interferiu na quantidade de tecidos vegetais consumidos ( $P > 0,05$ ; Fig. 22).

Nenhuma espécie de macrófita foi mais consumida significativamente que outra, independentemente de ser hospedeira ou não ( $P > 0,05$ ; Fig. 23) (Os valores de F da ANOVA encontram-se no apêndice 2).

Quando a porcentagem de perda d'água das plantas-testemunha foi analisada, percebe-se que as espécies do gênero *Eleocharis* perderam muito mais água durante os testes que as outras espécies (Fig. 24). No caso de *P. lanceolata*, a absorção de água ocorreu com maior frequência o que explica o valor negativo no gráfico.

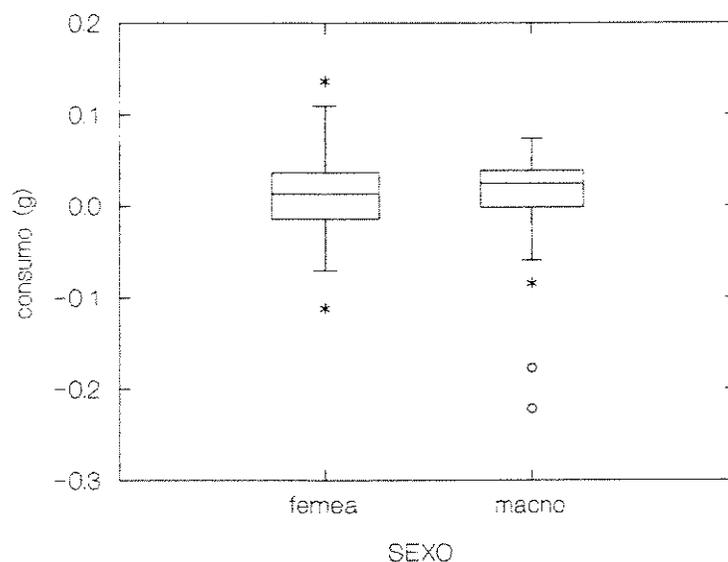
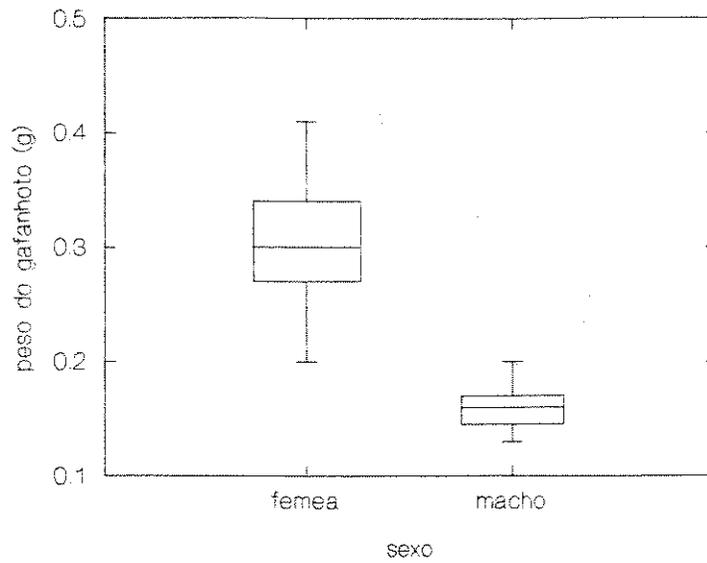
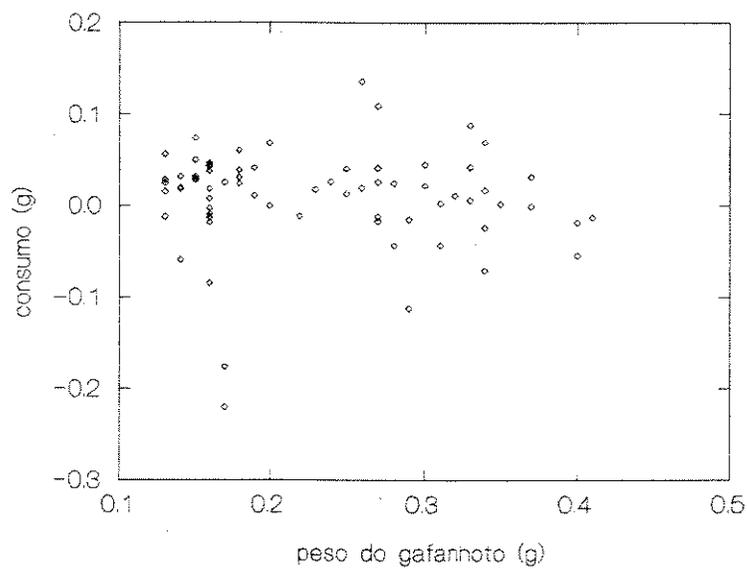


Figura 20: Valores de consumo (g) de tecidos vegetais por sexo nos experimentos de Taxa de alimentação (Linha central = mediana; retângulo = os valores entre quartis 25% e 75%; círculos e asteriscos = outliers).



**Figura 21: Relação entre peso do corpo em gramas e sexo do gafanhoto nos experimentos de Taxa de alimentação**



**Figura 22: Relação entre consumo de tecidos vegetais e peso dos gafanhotos**

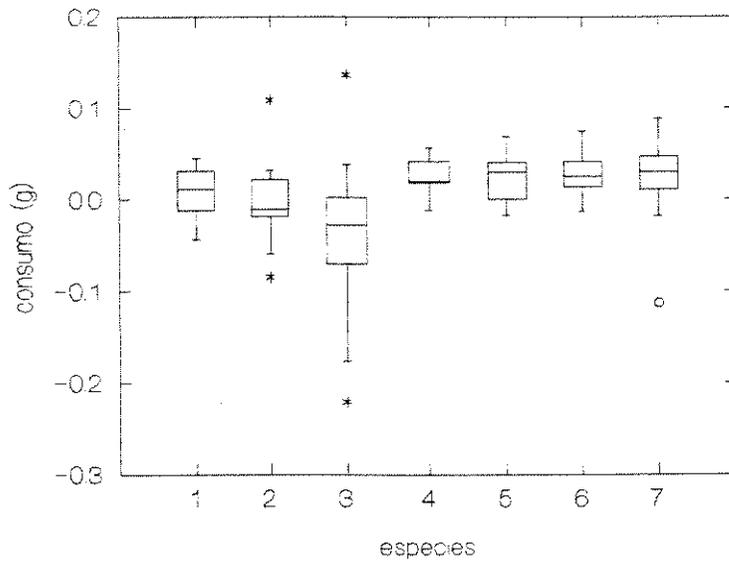


Figura 23: Valores de consumo de tecidos vegetais para cada espécie de macrófita, nos experimentos de Taxa de alimentação. *Caperonia castaneifolia* (1), *Echinodorus paniculatus* (2), *Eichhornia azurea* (3), *Eleocharis cf. acutangular* (4), *Eleocharis cf. elegans* (5), *Eleocharis minima* (6), *Pontederia lanceolata* (7).

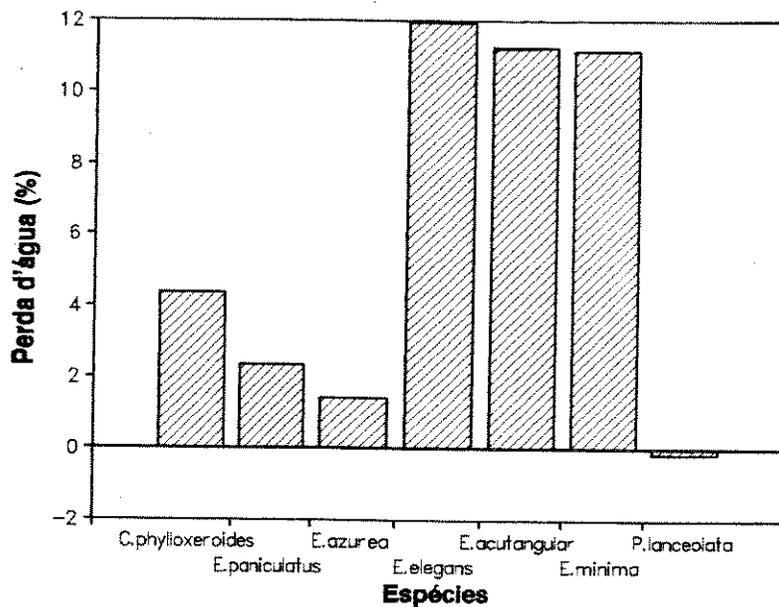


Figura 24: Porcentagem média de perda d'água das plantas- testemunha durante os experimentos de Taxa de alimentação.

#### 4.2.3. Preferência alimentar:

##### 4.2.3.1. Experimento 1:

Das 5 fêmeas e 5 machos testados, foi possível anotar a primeira espécie visitada apenas duas vezes para cada sexo. A primeira espécie visitada por uma fêmea foi *E. azurea* e por outra *E. elegans*, todas as espécies oferecidas apresentaram marcas de herbivoria (Fig. 25b). As duas vezes, machos visitaram inicialmente *P. lanceolata* (Fig. 25a). *E. azurea* e *P. lanceolata* apresentaram marcas de herbivoria após decorrido o tempo do experimento (Fig. 25b).

Houve diferença significativa entre as preferências de machos e fêmeas pelas diferentes espécies de plantas ( $\chi^2 = 10,65^*$ ; gl = 3;  $0,01 < P < 0,05$ ). Fêmeas preferiram principalmente *E. elegans* e *E. minima*, enquanto machos só se alimentaram de *E. azurea* e *P. lanceolata* (Fig. 25b). Quando não foi considerado o sexo, os gafanhotos se alimentaram de todas as espécies oferecidas com a mesma frequência ( $\chi^2 = 5,34$ , gl = 3;  $P > 0,05$ ).

Não houve diferenças de consumo quando considerados o sexo ( $F = 0,06$ ;  $P = 0,94$ ) e peso ( $F = 0,265$ ;  $P = 0,611$ ) do gafanhoto, e a espécie da planta ( $F = 0,767$ ;  $P = 0,523$ ) (apêndice 2).

##### 4.2.3.2. Experimento 2:

Das 5 fêmeas testadas, três visitaram inicialmente *Eichhornia azurea*, sendo que em uma das plantas não havia marcas de herbivoria. Duas visitaram *Eleocharis elegans*, mas uma delas não foi consumida. Machos visitaram primeiramente três das cinco espécies oferecidas e em todas elas

foram observadas marcas de herbivoria. Os resultados em porcentagem são mostrados na Fig. 26a e 26b.

Machos e fêmeas não apresentaram diferenças em suas preferências (Fig. 26c). Ambos os sexos preferiram *Pontederia lanceolata* tanto considerando a frequência de herbivoria ( $\chi^2 = 4,16$ ; gl = 4;  $P > 0,05$ ) como a frequência de gafanhotos sobre cada espécie de planta ( $\chi^2 = 1,96$ ; gl = 4;  $P > 0,05$ ).

Quando os indivíduos foram analisados independentemente do sexo a espécie preferida para alimentação e repouso foi *Pontederia lanceolata* (39,3%), seguida por *Elecharis elegans* (24,5%) e *Eichhornia azurea* (21,3%) ( $\chi^2 = 22,19^{**}$ ; gl = 4;  $P < 0,01$ ). Entretanto, quando considerada apenas a frequência de marcas de herbivoria sobre cada planta não houve diferença significativa entre as espécies de macrófitas. ( $\chi^2 = 3,5$ ; gl = 4;  $P > 0,05$ ).

Machos consumiram mais quantidade de alimento que fêmeas ( $F = 4,89$ ;  $P = 0,03$ ). Quanto ao consumo das espécies de macrófitas houve significativa apenas entre o consumo de *Eleocharis acutangular* e as três espécies, *P. lanceolata*, *E. elegans* e *E. minima* ( $F = 2,75$ ;  $P = 0,04$ ; tab.2; apêndices 2):

Tabela 2 - Consumos médios e número de repetições por espécie e resultado do teste de Tukey para comparação de médias a posterior para o experimento de preferência alimentar 2.

Espécie	<i>E. acutangular</i>	<i>E. azurea</i>	<i>P.lanceolata</i>	<i>E. elegans</i>	<i>E. minima</i>
X ± SE	30 ± 0,4	-63 ± 0,4	76 ± 0,4	87 ± 0,4	101 ± 0,4
n	10	10	10	10	10
Tukey	a	ab	b	b	b

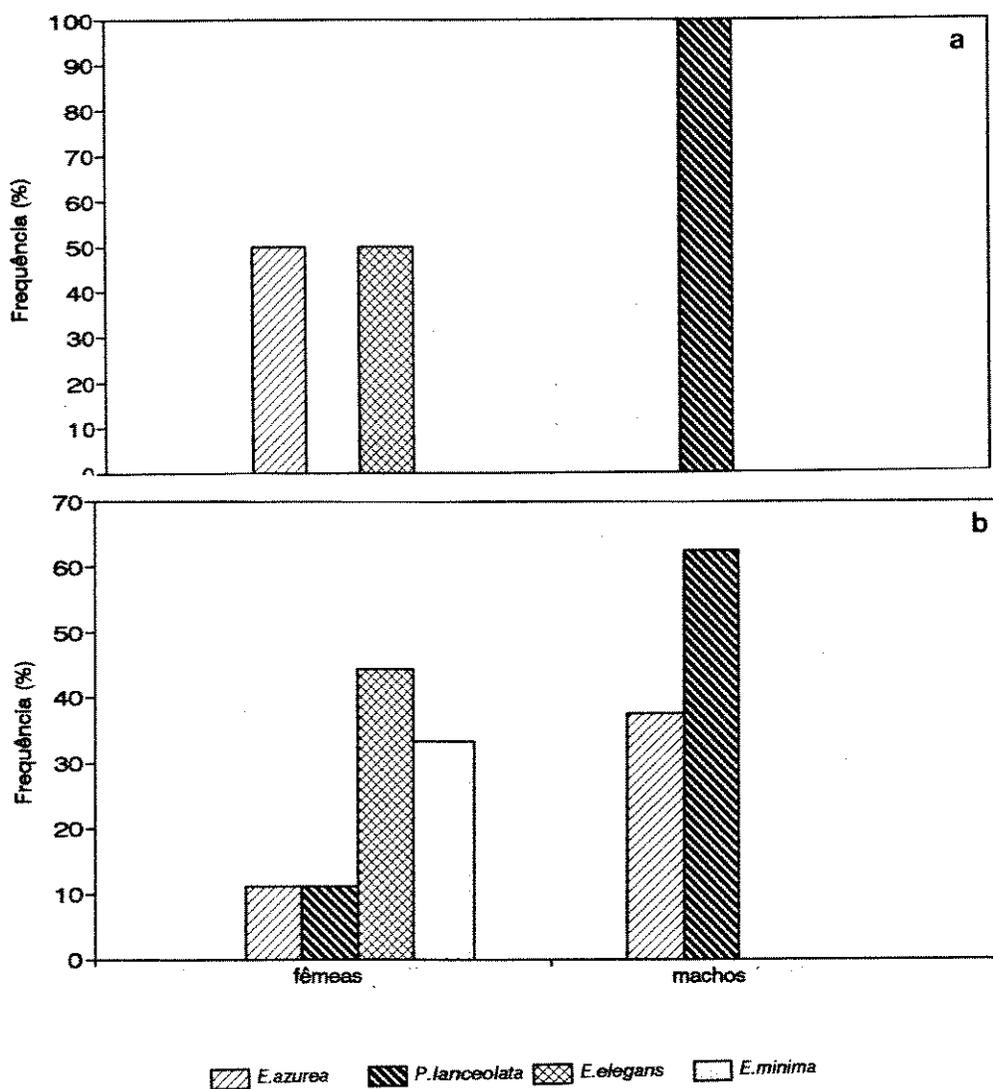


Figura 25: Preferência em laboratório - experimento 1: frequência percentual de (a) primeira escolha (n = 2 para ambos os sexos); (b) herbivoria (n(Fêmeas) = 9; n(Machos) = 8)

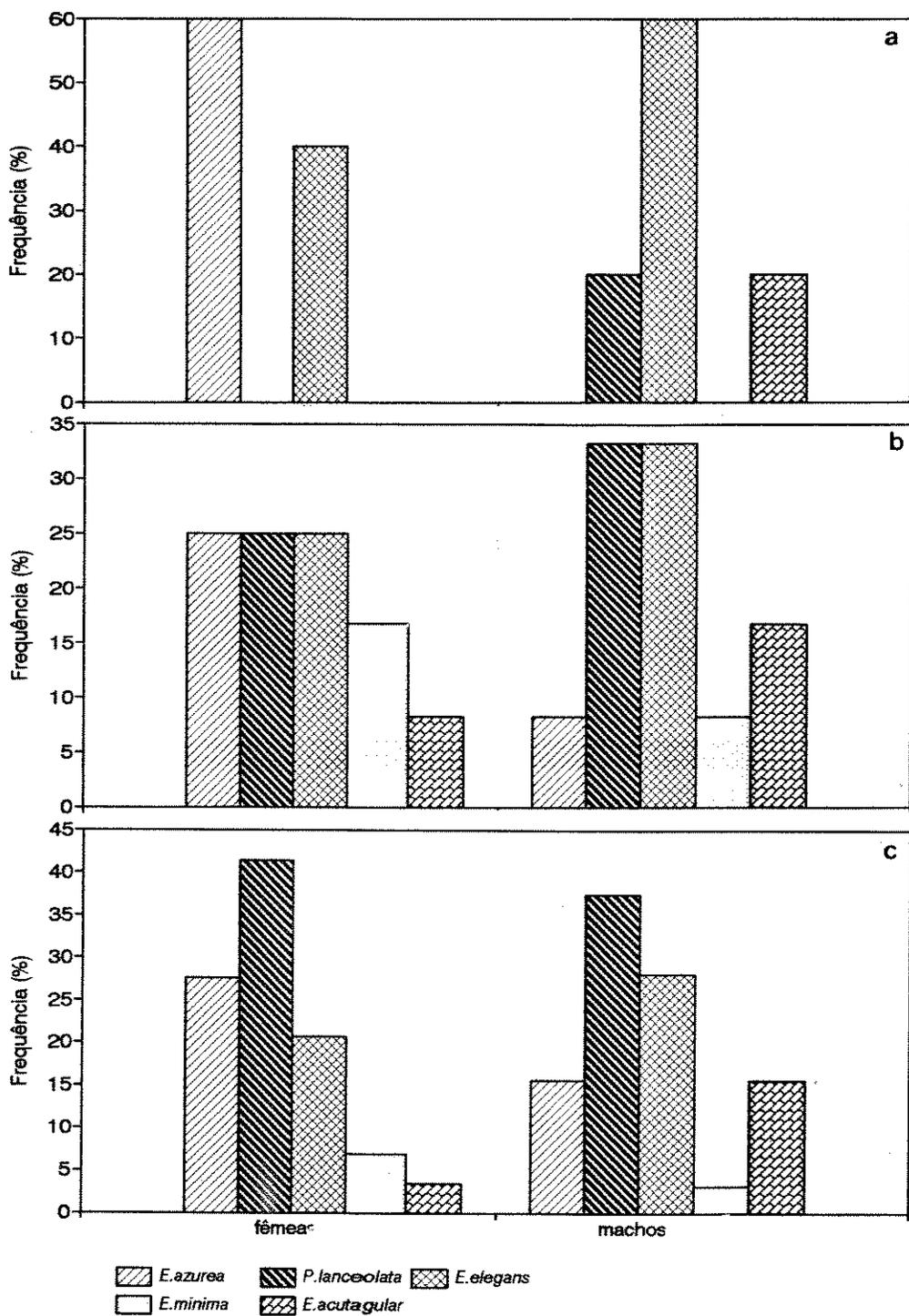


Figura 26: Preferência em laboratório - experimento 2: frequência percentual de (a) primeira escolha (n = 5 para ambos os sexos), (b) herbivoria (n = 12 para ambos os sexos), (c) gafanhotos sobre cada espécie de macrófita (n(Fêmeas) = 29; n(Machos) = 32).

#### 4.2.3.3. Experimento 3:

As primeiras espécies visitadas por fêmeas no início de cada teste foram *E. azurea* ( três vezes), *P. lanceolata* e *E. minima* ( uma vez cada) e por machos *E. minima* (três vezes), *E. azurea* e *E. elegans* (uma vez cada) (Fig. 27a).

Não houve diferença significativa entre a preferência de machos e fêmeas, quando consideradas apenas a frequência de marcas de herbivoria sobre cada espécie de macrófita ( $\chi^2 = 3,94$ ; gl = 3;  $P > 0,05$ , Fig. 27b). Entretanto, a frequência de gafanhotos sobre cada espécie de planta foi significativamente diferente entre os sexos ( $\chi^2 = 9,32$ ; gl = 3;  $N = 54$ ;  $0,01 < P < 0,05$ ), isto é, machos e fêmeas apresentaram diferenças em suas preferências quando considerado também repouso (Fig. 27c). Neste caso, fêmeas preferiram *E. azurea*, enquanto machos preferiram igualmente *E. azurea*, *P. lanceolata* e *E. minima*.

Quando a preferência foi analisada independente do sexo do gafanhoto não houve diferença significativa entre as espécies quando consideradas apenas as frequências de marcas de herbivoria ( $\chi^2 = 3,57$ ; gl = 3;  $P > 0,05$ ). Entretanto, quando consideradas as posições dos gafanhotos de 2 em 2 horas, houve diferença na preferência para alimentação e repouso ( $\chi^2 = 23,78$ ; gl = 3;  $P < 0,01$ ) . Em 50% das 55 observações, os indivíduos estavam sobre *E.azurea*. A segunda espécie preferida foi *P. lanceolata* (25,9%).

Nenhuma das variáveis - sexo e peso do gafanhoto, espécie de planta - tiveram efeito significativo sobre as médias de consumo ( $P > 0,05$  ; apêndice2).

#### 4.2.3.4. Experimento 4:

Machos e fêmeas visitaram inicialmente *E. azurea* na maioria dos casos (40%; Fig. 28a). Todas as plantas que foram visitadas inicialmente apresentaram marcas de herbivoria após decorridas as 24 h. de observação.

Não houve diferença significativa entre machos e fêmeas quanto a frequência de gafanhotos e nem quanto a frequência de herbivoria sobre cada espécie de macrófita ( $\chi^2 = 5,98$ ; gl = 4;  $P > 0,05$ ;  $\chi^2 = 0,87$ ; gl = 4;  $P > 0,05$ , respectivamente). Tanto machos como fêmeas preferiram *E.azurea* e *P.lanceolata* (Fig. 28b e28c).

Não houve diferença significativa na frequência de herbivoria quando o sexo do gafanhoto não foi considerado ( $\chi^2 = 1,99$ ; gl = 4;  $P > 0,05$ ). Por outro lado, a frequência de gafanhotos sobre as espécies de macrófitas foi significativamente diferente ( $\chi^2 = 51,15$ ; gl = 4;  $P < 0,05$ ). No total de 64 observações, em 32 (46,38%) os indivíduos estavam sobre *E.azurea*.

Nenhuma das variáveis, sexo e peso do gafanhoto, e espécie da planta teve efeito significativo sobre as médias de consumo ( $P > 0,05$ ; apêndice 2).

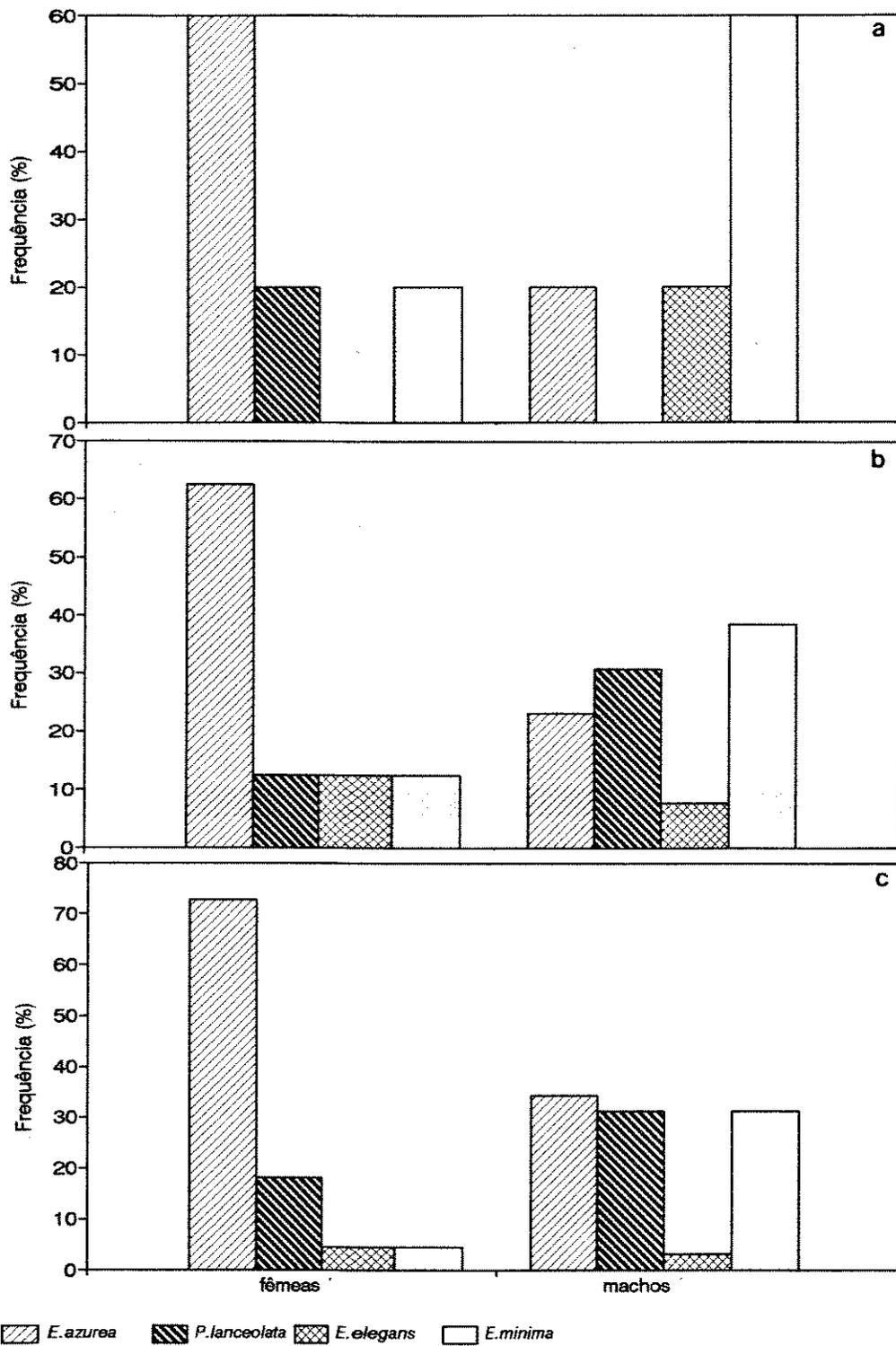


Figura 27: Preferência em laboratório - experimento 3: frequência percentual de (a) primeira escolha (n = 5 para ambos os sexos), (b) herbivoria (n(Fêmeas) = 8; n(Machos) = 13), (c) gafanhotos sobre cada espécie de macrófita (n(Fêmeas) = 23; n(Machos) = 32).

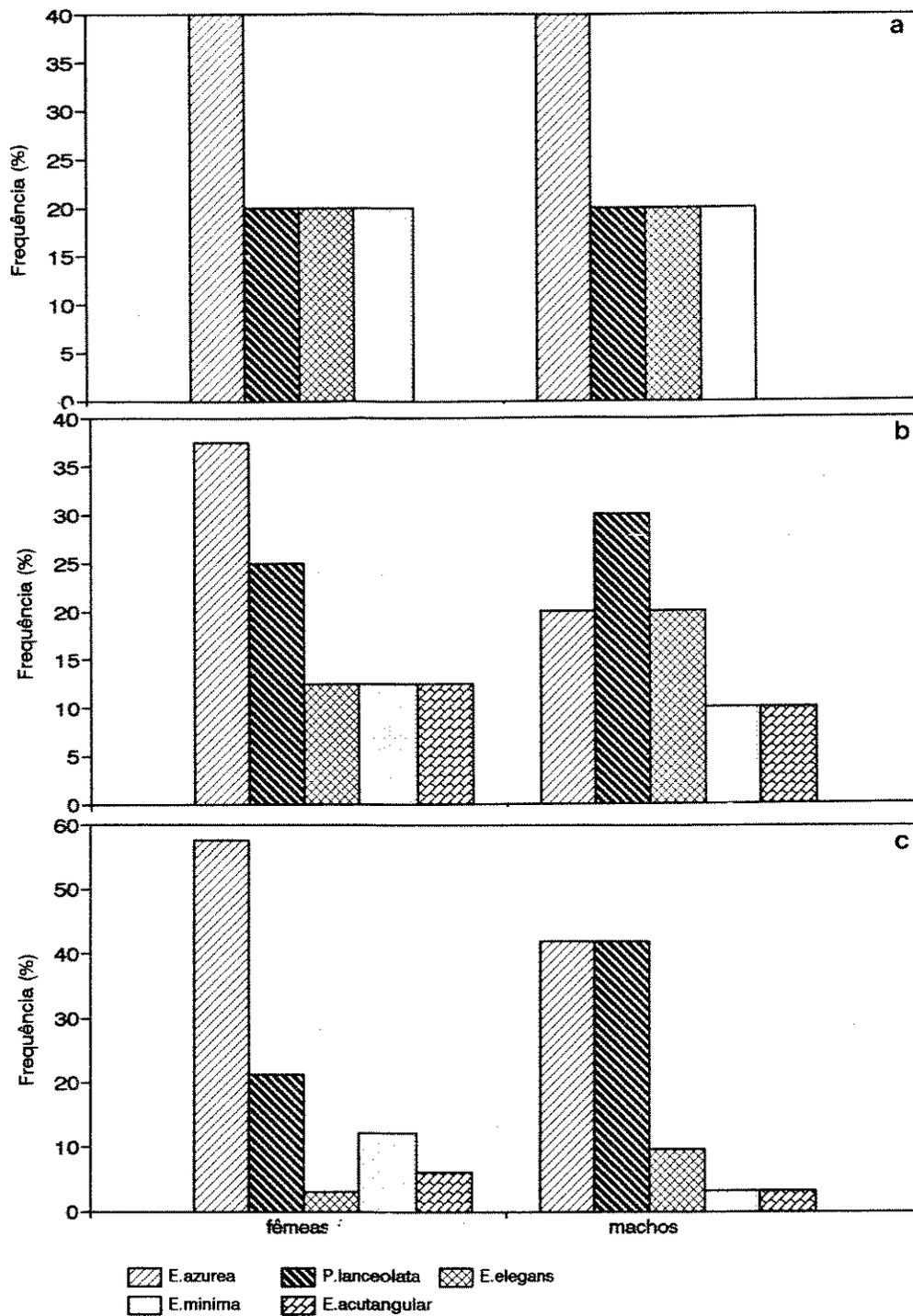


Figura 28: Preferência em laboratório - experimento 4: frequência percentual de (a) primeira escolha ( $n = 5$  para ambos os sexos), (b) herbivoria ( $n(\text{Fêmeas}) = 8$ ;  $n(\text{Machos}) = 9$ ), (c) gafanhotos sobre cada espécie de macrófita ( $n(\text{Fêmeas}) = 33$ ;  $n(\text{Machos}) = 31$ ).

### 4.3. Especificidade para oviposição:

Não foi possível observar comportamento de oviposição no campo. Nas plantas dissecadas no laboratório, foram encontradas duas desovas em *P.lanceolata* em 477 folhas dissecadas, e nenhuma em *E.paniculatus* e *E.azurea* (tab. 3). Não foi possível fazer qualquer correlação entre tamanho de pecíolo e preferência para oviposição devido ao número reduzido de desovas encontradas.

A emergência de insetos nas plantas mantidas em aquários no laboratório não foi observada. Estas em poucos dias apodreciam, especialmente *E.azurea*, provavelmente devido a necessidade dos cortes por causa do tamanho excessivo dos ramos. No viveiro, no entanto, as macrófitas mantinham-se vigorosas, e foram observadas ninfas em *E. azurea* e *P. lanceolata* e *E.crassipes*. Estas completaram seu desenvolvimento nas caixas d'água até a fase adulta.

Nos experimentos de taxa de alimentação, citados anteriormente, uma fêmea desovou no pecíolo de *P.lanceolata* e por quatro vezes as fêmeas depositaram suas desovas nas paredes das gaiolas, quando as espécies de plantas testadas eram *E. azurea*, *P. lanceolata*, *E. acutangular* e *E. elegans*.

Tabela 3: Número, médias do comprimento total e peso seco das dissecadas em laboratório de *E. azurea*, *E. paniculatus* e *P. lanceolata* e número de desovas encontradas.

Espécie	n	CT (X ±SE)	peso seco (g)	desova
<i>E. azurea</i>	539	24,5 ±0,63	1314,5	0
<i>E. paniculatus</i>	194	53,0 ± 3,53	118,9	0
<i>P. lanceolata</i>	477	32,0 ± 0,56	206,5	2

## 5. DISCUSSÃO:

### 5.1. Hábitos alimentares no campo:

A seleção de plantas hospedeiras por *C. aquaticum* pode estar relacionada principalmente a proteção contra predação e a abundância do recurso. É importante ressaltar que, embora apenas o conteúdo intestinal de adultos tenha sido examinado, não existe razão para acreditar que o comportamento de seleção de alimento seja fundamentalmente diferente entre adultos e ninfas. Consequentemente, os mesmos princípios governam a seleção de planta hospedeira são aplicáveis tanto a ninfas como adultos (Chapman, 1988).

#### 5.1.1. Proteção contra predação:

As manchas de macrófitas oferecem abrigo e esconderijo para os adultos e estádios ninfais. É provável que o risco de predação mude com a idade da presa (Schultz, 1981), especialmente neste caso, quando o deslocamento das ninfas é mais restrito. Silveira-Guido e Perkins (1975) encontraram como predadores de *C. aquaticum* no Uruguai e Argentina, o gorgulho *Ludovix faciatus* e os gafanhotos predadores *Plugis coriacea* e *P. teres*, além de aranhas, sapos e peixes. Mitchell e Thomas (1972) observaram ninfas de *C. longicorne*, espécie próxima e de hábitos semelhantes a anterior, sendo atacadas pelo gafanhoto predador *P. teres* no Brasil.

Joern (1986) considerou que a predação por aves teve impacto significativo sobre populações de gafanhotos de pradarias através da redução de biomassa e sobre comunidades através dos efeitos sobre diversidade de

espécies. Em estudo subsequente, verificou que o impacto variava com o tempo e espaço e que o comportamento de forrageamento dos pássaros foi significativamente alterado pelo efeito da seca sobre distribuição da presa (Joern, 1992). Entretanto, Belovsky *et al.* (1990) encontraram pouco impacto da predação na maioria das populações de gafanhotos estudadas.

Além da proteção física proporcionada pela planta, *C. aquaticum* apresentava coloração críptica. Sua visualização entre as folhas de *E. azurea* é difícil, especialmente se a densidade das mesmas é grande. Relações entre coloração e habitat também foram encontradas por Gill (1979) em estudos sobre o gafanhoto *Chorthippus brunneus* (Thunberg). Em estudos experimentais sobre coloração críptica em formas melânicas e não melânicas de *Biston betularia* L., Kettlewell (1955) observou que indivíduos que harmonizam com seu "background" têm vantagem seletiva no escape à predação por pássaros.

A mudança de coloração de *C. aquaticum* durante a seca garantia seu caráter críptico, já que as folhas de *E. azurea* também ficavam marrons durante a seca. Esta mudança da cor do gafanhoto provavelmente não está relacionada a idade do inseto, uma vez que, insetos senescentes durante a cheia não apresentam esta alteração. A coloração de gafanhotos de um modo geral, pode ser afetada pela disponibilidade de vitaminas na dieta alimentar, particularmente pela ausência de beta-caroteno. Carotenóides provavelmente contribuem diretamente na constituição de cores verdes e amarelas de muitas espécies e sua ausência pode resultar em insetos com colorações anormais (Bernays & Chapman, 1978). Esta alteração observada pode estar relacionada às alterações na qualidade da planta no período de seca (da Silva, 1990). Portanto, a seleção de *E. azurea* como planta hospedeira pode estar relacionada a maior proteção contra predação.

### 5.1.2. Abundância da planta hospedeira:

A probabilidade da planta ser encontrada, tanto no espaço como no tempo, é determinante na escolha da planta hospedeira. Esta pode ser definida tanto em termos das capacidades comportamentais e sensoriais do inseto (Miller & Strickler, 1984) como por características gerais da planta (Feeny, 1976).

A previsibilidade espacial está diretamente relacionada a abundância relativa das espécies no campo. Esta pareceu ser determinante na largura de dieta de *C. aquaticum*, o qual se alimentou do recurso mais abundante no campo, isto é, espécies da família Pontederiaceae, representada principalmente por *E. azurea*. A probabilidade do gafanhoto cair sobre esta espécie após cada vôo ou salto era mais alta que qualquer outra no Corixo Birici.

Segundo modelo de Emlen (1966), mesmo se uma outra espécie fosse mais rica e mais eficientemente utilizada por um inseto, ainda assim a espécie mais comum poderia ser preferida. Isto foi observado por Rowell (1985) estudando a preferência alimentar de duas espécies alopátricas de gafanhoto do gênero *Rhachicreagra*. A ordem de preferência no laboratório foi idêntica para as duas espécies em laboratório, embora no campo tivessem dietas diferentes.

A alteração das comunidades vegetais no local é intensa durante e entre as estações: cheia, vazante, seca e enchente (Prado *et al.*, 1994). As espécies de plantas se alternam durante o ano, e muitas delas passam por mudanças morfológicas para se adaptarem ao ambiente tão dinâmico. As folhas aéreas de *E. azurea*, entretanto, ficam disponíveis enquanto há presença da lâmina de água, o que ocorreu durante todo o ano de 1993.

Esta espécie pode ter representado então um recurso previsível para esta população de gafanhotos, tanto em termos espaciais como temporais.

Embora *E. azurea* tenha ficado disponível no corixo Birici durante praticamente todo o ano, sua qualidade é alterada de um período para outro com variações de conteúdo de nutrientes. Durante a seca, há maior concentração de nitrogênio nos tecidos, devido à disponibilidade no solo e menor produção de biomassa (da Silva, 1990). Entretanto, como não houve alteração da preferência alimentar de *C. aquaticum* da vazante à seca, então, a variação da qualidade da planta hospedeira não interferiu no ranking de preferência no campo.

A alta mortalidade de adultos de *C. aquaticum* observada durante a seca pode estar relacionada ao estresse térmico, devido a grande amplitude térmica diária neste período (da Silva, 1990), já que havia recurso alimentar disponível. Este estresse possivelmente provoca alterações fisiológicas nos gafanhotos alterando inclusive sua resistência a agentes patógenos.

Outro aspecto a ser considerado é o comportamento reprodutivo. Em insetos que se acasalam sobre a planta hospedeira, como *C. aquaticum*, seria vantajoso para os indivíduos escolherem plantas hospedeiras onde o encontro com coespecíficos fosse mais provável (Jaenike, 1990), no caso, *E. azurea*.

## **5.2. Hábitos alimentares no laboratório:**

A atração visual que a planta exerce sobre os insetos herbívoros, representa uma primeira etapa no processo de seleção da espécie hospedeira. Essa pode ser influenciada pela forma, o tamanho ou modo de crescimento da planta (Mulkern, 1967; Singer, 1971). A primeira escolha feita

pelo gafanhoto nos experimentos em laboratório pode fornecer indícios da eficiência com que machos e fêmeas reconhecem a planta hospedeira. Como as fêmeas pousaram inicialmente em *E. azurea* na maioria das vezes nos testes de preferência alimentar, isto pode indicar maior eficiência que os machos no reconhecimento visual da planta hospedeira.

A partir do momento que a planta é alcançada, sua estrutura física - textura, pubescência, turgidez, modo de crescimento - pode exercer um papel importante na seleção do alimento (Mulkern, 1967). Receptores mecânicos permitem a amostragem textural de locais particulares que eles contactam e podem gerar informação sobre conformações da superfície indistinguíveis por visão, por ex., substratos para oviposição, (Miller & Strickler, 1984). Além destes receptores, algumas espécies de gafanhotos apresentam órgãos sensoriais para detectar odor da planta hospedeira localizados nas antenas (White & Chapman, 1990), como aparece ocorrer com *C. aquaticum* devido ao seu comportamento de tocar a superfície da planta com as antenas assim que pousa sobre a mesma.

A gustação dá a melhor informação sobre a composição da planta. Quando consideradas as plantas com marcas de herbivoria, se tivesse sido feito apenas o experimento 1 (Fig. 26b) se concluiria que fêmeas e machos tinham preferências distintas e ao contrário do que se esperava fêmeas não preferiram as hospedeiras. Neste caso, estas as utilizariam apenas para oviposição. Entretanto, quando analisados os resultados dos testes seguintes há um deslocamento da preferência em direção à espécie hospedeira *E. azurea*, no caso das fêmeas, e *P. lanceolata*, no caso dos machos. É preciso se considerar que a probabilidade do gafanhoto aceitar uma segunda planta, pode ter dependido da qualidade nutricional da primeira espécie aceita (Simpson & White, 1990).

Se a planta escolhida para repouso e alimentação por um inseto deve oferecer proteção contra predação, então, considerada a arquitetura das espécies em questão, esperava-se uma preferência por *E. azurea*. Quando consideradas as observações de 2 em 2 horas, que incluíram plantas preferidas não só para alimentação, mas também repouso, apenas as fêmeas confirmaram esta suposição e apenas nos experimentos 3 e 4 (Fig. 27c, 28c, 29c).

Outros aspectos a serem considerados são a influência do aumento da oferta alimentar de 4 para 5 espécies nos experimentos de preferência alimentar, e a época do ano na qual cada um foi realizado. Espera-se que quanto mais opções o gafanhoto possuísse, maior a possibilidade de escolha, maior a seletividade. Como entre os experimentos de preferência alimentar 1 e 2, existiu uma diferença temporal, esta análise não foi possível. Entre os 3 e 4, entretanto, realizados exatamente no mesmo dia, o aumento do número de espécies não demonstrou exercer efeito sobre o "ranking" de preferência no caso de fêmeas.

Quanto aos machos, a frequência sobre as hospedeiras aumentou com o aumento da variedade de espécies oferecidas. Como em relação as espécies com marcas de herbivoria, não ocorreu alteração da preferência entre os testes, pôde-se concluir que este aumento se deveu a escolha de sítos para repouso e não alimentação.

Quando comparados os resultados obtidos para as frequências de gafanhotos sobre cada espécie, é possível perceber uma semelhança entre os experimentos 3 e 4, com relação às fêmeas. Entre estes, e os de número 1 e 2, existiu uma diferença temporal que pode ter influenciado nos resultados. Embora na literatura tenham sido encontrados resultados parcialmente conflitantes para variação diurna de compostos secundários em plantas, existe uma concordância geral que a concentração destes compostos

mude durante o curso do ano ou estação de crescimento (Swain, 1963). Sperber (1991) estudando variação temporal de dieta do gafanhoto *Abracris dilecta* não encontrou alteração significativa no número de plantas consumidas entre as estações chuvosa e seca.

No Pantanal, entretanto, as modificações ambientais impostas pela mudança climática e principalmente pelo ciclo hidrológico, determinam alterações na qualidade das macrófitas aquáticas (da Silva, 1990). Estas diferenças, provavelmente, são perceptíveis por *C. aquaticum* quando tateia a superfície das folhas e avalia a qualidade do alimento.

Silveira-Guido e Perkins (1975) em seus estudos sobre especificidade de hospedeiro de *C. aquaticum* consideraram adequada a introdução de *C. aquaticum* nos Estados Unidos para controle de *E. crassipes*. A partir dos resultados de testes alimentares em laboratório, concluíram que a probabilidade deste gafanhoto se alimentar de outra espécie na presença de *E. crassipes* e possivelmente *P. lanceolata* seria baixa, o que contrasta com os resultados obtidos no presente trabalho. Utilizaram para os testes de alimentação um total de 15 espécies pertencentes a 7 famílias e 14 gêneros. Além das espécies da família Pontederiaceae, os gafanhotos atacaram levemente *Tripogandra elongata* (Commelinaceae), e duas espécies de gramíneas, um número inferior ao encontrado no presente estudo.

Os resultados deste estudo, mostraram que *C. aquaticum* se alimenta de outras espécies de macrófitas em laboratório, mesmo na presença das espécies hospedeiras da família Pontederiaceae. Portanto, a introdução de *C. aquaticum* para o controle biológico de *E. crassipes* merece estudos mais detalhados, especialmente sobre especificidade para oviposição.

### 5.3. Especificidade para oviposição:

Para a oviposição endofítica ocorrer, a planta tem que ter um pecíolo largo o suficiente para conter a desova e ser composto por aerênquima (Silveira-Guido & Perkins, 1975). Das plantas testadas, apenas as espécies da família Pontederiaceae tiveram estas qualidades.

Se o hospedeiro do topo do "ranking" de preferência alimentar fosse raramente encontrado, os insetos iriam aceitar mais frequentemente hospedeiros secundários para oviposição, resultando em um "host range" mais amplo (Jaenike, 1990). Entretanto, este não foi o caso já que *E. azurea* apresentava-se em maior densidade que *P. lanceolata*.

Entretanto, o fato de terem sido encontradas apenas duas desovas nas folhas coletadas de *P. lanceolata* e nenhuma em *E. azurea*, sabidamente hospedeira de *C. aquaticum* provavelmente se deveu ao tamanho amostral. A amostra de folhas de *E. azurea*, foi muito pequena quando considerada a densidade desta espécie na área. Com estes dados é prematuro se afirmar que o gafanhoto prefere a primeira espécie para oviposição. É necessário aumentar a amostra e realizar mais testes de laboratório.

Quanto à relação dieta-oviposição, apenas uma fração de todos os acridídeos têm dietas muito estreitas, mas toda espécie que ovipõe sobre plantas hospedeiras, como *C. aquaticum*, tem uma dieta estreita.

## 6. CONCLUSÃO:

Embora na literatura *C. aquaticum* seja considerado específico do gênero *Eichhornia*, esta espécie de gafanhoto também se reproduz em *P. lanceolata* além de se alimentar de várias outras espécies no laboratório. Este gafanhoto apresenta considerável no campo, se alimentando de várias espécies ou gêneros da mesma família, podendo ser considerado especialista da família Pontederiaceae.

O fato da dieta em laboratório ter sido mais ampla que a observada no campo indica que esta devia estar sendo determinada por outros fatores ecológicos além da química da planta. A aceitação de várias espécies de plantas na ausência da hospedeira reforçou a hipótese de que a abundância relativa das hospedeiras fosse determinante na largura de dieta de *C. aquaticum*. Além disso, a seleção de *E. azurea* como planta hospedeira pode estar relacionada a maior proteção contra predação devido à coloração críptica deste gafanhoto.

## 7. APÊNDICE 1:

Desenvolvimento da equação de cálculo do consumo (prof. Nicolau Priante Filho, Universidade Federal de Mato Grosso):

$$\text{CONS} = \text{PS}_{\text{IT}} - \text{PS}_{\text{FT}} \quad (1)$$

onde  $\text{PS}_{\text{IT}}$  = peso seco inicial da planta-teste

$\text{PS}_{\text{FT}}$  = peso seco final da planta-teste

(medido após cada experimento)

$$\text{PS}_{\text{IT}} = \text{PF}_{\text{IT}} - \text{A}_{\text{IT}} \quad (2)$$

onde  $\text{PF}_{\text{IT}}$  = peso fresco inicial da planta teste

$\text{A}_{\text{IT}}$  = quantidade de água nos tecidos da planta teste

(em valor absoluto)

como 
$$U_{\text{IT}} = \frac{\text{A}_{\text{IT}}}{\text{PS}_{\text{IT}}} \quad (3)$$

onde  $U_{\text{IT}}$  = umidade da planta teste, i.e., porcentagem de água nos tecidos da planta-teste

então,

$$\text{A}_{\text{IT}} = U_{\text{IT}} \cdot \text{PS}_{\text{IT}} \quad (4)$$

onde  $\text{PS}_{\text{IT}}$  = peso seco inicial da planta-teste

levando (4) em (2) temos:

$$PS_{IT} = PF_{IT} - U_{IT} \cdot PS_{IT} \quad (5)$$

$$PS_{IT} = \frac{PF_{IT}}{1 + U_{IT}} \quad (6)$$

considerando que os pesos secos iniciais e finais da planta-controle são iguais, i.e.,  $PS_{IC} = PS_{FC}$ , então:

$$U_{IC} = \frac{A_{IT}}{PS_{IT}} \quad (7)$$

como

$$A_{IC} = A_{FC} + (PF_{IC} - PF_{FC}) \quad (8)$$

a quantidade inicial de água da planta-controle é igual a água final da planta somada a água perdida durante o experimento e

$$A_{FC} = PF_{FC} - PS_{FC} \quad (9)$$

onde

$A_{IC}$  = quantidade inicial de água na planta-controle e

$A_{FC}$  = quantidade final de água na planta-controle

temos, então:

$$A_{IC} = PF_{IC} - PS_{FC} \quad (10)$$

logo,

$$U_{IC} = \frac{PF_{IC} - PS_{FC}}{PS_{FC}} \quad (11)$$

Assim, considerando a umidade inicial da planta teste como sendo igual a umidade final da planta controle, i.e.,  $U_{IC} = U_{IT}$ , já que são folhas da mesma espécie,

levando (11) em (6), temos:

$$PS_{IT} = \frac{PF_{IT}}{1 + \frac{PF_{IC} - PS_{FC}}{PS_{FC}}} \quad (12)$$

substituindo  $PS_{IT}$  em (1), vem:

$$CONS = \frac{PF_{IT}}{1 + \frac{PF_{IC} - PS_{FC}}{PS_{FC}}} - PS_{FT} \quad (13)$$

## 8. APÊNDICE 2:

### Tabelas da análise de covariância dos testes de laboratório:

Tab.1: Análise de covariância: taxa de alimentação:

Fonte	SQ	gl	MQ	Fc	P
sexo	0,001	1	0,001	0,368	0,547
espécie	0,016	6	0,004	1,079	0,389
sexo*espécie	0,033	6	0,006	2,284	0,051
peso do gaf.	0,005	1	0,005	2,009	0,163
peso gaf*esp.	0,021	6	0,004	1,451	0,215
peso gaf*sexo	0,002	1	0,002	1,015	0,319
erro	0,116	48	0,002		

Tab.2: Análise de covariância: preferência alimentar - experimento 1

Fonte	SQ	gl	MQ	Fc	P
sexo	0,000	1	0,000	0,006	0,941
espécie	0,007	3	0,002	0,767	0,523
sexo*espécie	0,008	3	0,003	0,910	0,449
peso do gaf.	0,001	3	0,001	0,265	0,611
peso gaf*esp.	0,008	1	0,003	0,921	0,444
peso gaf*sexo	0,000	1	0,000	0,021	0,885
erro	0,077	27	0,003		

Tab.3: Análise de covariância: preferência alimentar - experimento 2

Fonte	SQ	gl	MQ	Fc	P
sexo	0,027	1	0,027	4,894	0,034
espécie	0,061	4	0,015	2,746	0,044
sexo*espécie	0,016	4	0,004	0,715	0,588
peso do gaf.	0,020	1	0,020	3,664	0,064
peso gaf*esp.	0,016	1	0,016	2,941	0,095
peso gaf*sexo	0,038	4	0,010	1,734	0,165
erro	0,187	34	0,006		

**Tab.4: Análise de covariância: preferência alimentar - experimento 3**

Fonte	SQ	gl	MQ	Fc	P
sexo	0,002	1	0,002	0,735	0,397
espécie	0,001	4	0,000	0,100	0,982
sexo*espécie	0,020	4	0,005	1,619	0,192
peso do gaf.	0,009	1	0,009	2,831	0,102
peso gaf*sexo	0,006	1	0,006	1,825	0,186
peso gaf* esp	0,003	4	0,001	0,260	0,902
erro	0,103	34	0,003		

**Tab.5: Análise de covariância: preferência alimentar - experimento 4**

Fonte	SQ	gl	MQ	Fc	P
sexo	0,006	1	0,006	3,160	0,087
espécie	0,002	3	0,001	0,442	0,725
sexo*espécie	0,001	3	0,000	0,197	0,898
peso do gaf.	0,004	1	0,004	2,339	0,138
peso gaf*esp.	0,001	1	0,000	0,217	0,884
peso gaf*sexo	0,006	1	0,006	3,009	0,094
erro	0,051	27	0,002		

OBS: Transformação dos valores de consumo: consumo =  $\sqrt{\text{consumo} + 0,5}$

## 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- ALLEN, A.C. & VALLS, J.F.M. 1987. *Recursos Forrageiros Nativos do Pantanal Mato-Grossense*. Brasilia: Embrapa - DDT. 339 pp.
- ANDRES, L.A. & BENNETT, F.D. 1975. Biological control of aquatic weeds. *Ann. Rev. Entomol.*, 20: 31-46.
- BELOVSKY, G.E.; SLADE, J.B; STOCKHOFF, B.A. 1990. Susceptibility to predation for different grasshoppers: an experimental study. *Ecology*, 71: 624-634.
- BENNETT, F.D. 1968. Insects and mites as potential controlling agents of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mar.) Solms.). *Proc. Brit. Weed Control Conf.* 9: 832-835.
- BENNETT, F.D. 1970. Insects attacking water hyacinth in the West Indies, British Honduras and the U.S.A. *Hyacinth Control J.*, 8: 10-13.
- BENNETT, F.D. & H. ZWOLFER. 1968. Exploration for natural enemies of the water hyacinth in northern South America and Trinidad. *Hyacinth Control J.*, 7: 44-52.
- BENTOS-PEREIRA, A. & LORIER, E. 1991. Acridomorfos acuaticos (Orthoptera, Acrididae). I Adaptaciones morfologicas. *Revta. Bras. Ent.*, 35: 631-653.
- BERNAYS, E.A. 1991. Relationships between deterrence and toxicity of plant secondary compounds for the grasshopper *Shistocerca americana*. *J. Chem. Ecol.*, 17: 2519-2526.
- BERNAYS, E.A. & BRIGHT, K.L. 1991. Dietary mixing in grasshoppers: switching induced by nutritional imbalances in foods. *Entomol. Exp. Appl.*, 61: 247-253.
- BERNAYS, E.A & BRIGHT, K.L. 1993. Mechanisms of dietary mixing in grasshoppers: a review. *Com. Biochem. Physiol.* 104A: 125-131.

- BERNAYS, E.A. & CHAPMAN, R.F. 1978. Plant Chemistry and Acridoid Feeding Behaviour. *Ann. Proc. Phytoch. Soc.*, 15: 99-141.
- BERNAYS, E.A. & LEE, J.C. 1988. Food aversion learning in the polyphagous grasshopper *Shistocerca americana*. *Physiol. Entomol.*, 13: 131-137.
- BERNAYS, E. & GRAHAM, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, 69: 886-892.
- BRAKER, H.E. 1989a. Evolution and ecology of oviposition on host plants by acridoid grasshoppers. *Biol. Jour. of the Linn. Soc.*, 38: 389-406.
- BRAKER, H.E. 1989b. Oviposition on host plants by a tropical forest grasshopper, (*Microtylopteryx herbaridi*: Acrididae). *Ecol. Entomol.*, 14: 141-148.
- BROWER, L.P. 1958. Bird predation and foodplant specificity in closely related procrptic insects. *Am. Nat.*, 92: 183-187.
- BRYANT, J.P. 1987. Feltleaf willow-snowshoe hare interactions: plant carbon/nutrient balance and floodplain succession. *Ecology*, 68: 1319-1327.
- BRYANT, J.P.; CHAPIN III, F.S.; KLEIN, D.R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40: 357-368.
- CARBONELL, C.S. 1957. The external anatomy of the South American semiaquatic grasshopper *Marellia remipes* Uvarov (Acridoidea, Pauliniidae). *Smith. Miscell. Collect.*, 137: 61-97.
- CARBONELL, C.S. 1981. Orthoptera. In: HULBERTT, S.H.; RODRIGUES, G.; SANTOS, N.D. (eds.). *Aquatic biota of tropical South America. Part 1. Arthropoda*. San Diego : San Diego State University, p. 92-99.

- CARBONELL, C.S. & ARRILLAGA, B.R. 1959. Sobre la relacion anatomica e las ootecas de *Marellia remipes* Uvarov (Orthoptera, Acrid., Pauliniidae) con las hojas de su planta huesped, y su posible significacion fisiologica. *Rev. Soc. Uruguay Ent.*, 3: 45-56.
- CARROLL, C.R. & HOFFMAN, C.A. 1980. Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science*, 209: 414-416.
- CATES, R.G. & ORIAN, G.H. 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology*, 56: 410-418.
- CHAPMAN, R.F. 1988. Sensory aspects of host-plant recognition by acridoidea: questions associated with the multiplicity of receptors and variability of response. *J. Insect Physiol.*, 34: 167-174.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.*, 53: 209-233.
- COLEY, P.D.; BRYANT, J.P.; CHAPIN, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230: 895-899.
- CONOVER, W.J. 1980. *Practical nonparametric statistics*. New York: John Wiley & Sons. 493 p.
- CORDO, H.A. & DELOACH, C.J. 1978. Host specificity of *Sameodes albiguttalis* in Argentina - a biological control agent for waterhyacinth. *Env. Entomol.*, 7: 322-333.
- COURTNEY, S.P.; CHEN, G.K; GARDNER, A. 1989. A general model for individual host selection. *Oikos*, 55: 55-65.
- CRAWLEY, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Oxford: Blackwell. 437 p.

- da SILVA, C.J. 1990. *Influência da variação do nível d'água sobre a estrutura e funcionamento de uma área alagável do Pantanal Matogrossense (Pantanal de Barão de Melgaço, Município de Santo Antonio de Leverger e Barão de Melgaço, MT)*. São Carlos, S.P.: UFSCar. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos.
- EHRlich, P.R. & D.D. MURPHY. 1988. Plant chemistry and host range in insect herbivores. *Ecology*, 69: 908-909.
- EMLen, J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. *Am.Nat.*, 100: 611-617.
- FEENY, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytoch.* 10: 1-40.
- FERNANDES, G.W. 1990. Hypersensitivity: a neglected plant resistance against insect herbivores. *Envir. Entomol.*, 19: 1173-1182.
- FOX, L.R. & MORROW, P.A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? *Science*, 211: 887-893.
- FREELAND, W.J. & JANZEN, D.H. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *Am.Nat.*, 108: 269-289.
- FUTUYMA, D.J. 1976. Food plant specialization and environmental predictability in lepidoptera. *Am. Nat.*, 110: 285-292.
- FUTUYMA, D.J. 1983. Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. In: AHMAD, S. (ed.) *Herbivorous insects*. N.Y.:Academic Press. p. 227-244.
- FUTUYMA, D.J. & MORENO, G. 1985. The evolution of ecological specialization. *Ann. Rev. Ecol.Syst.*, 19: 207-233.
- FUTUYMA, D.J. & PETERSON, S.C. 1985. Genetic variation in the use of resources by insects. *Ann.Rev.Entomol.*, 30: 217-238.

- GANGWERE, S.K. 1961. A monograph on food selection in Orthoptera. *Trans. Amer. Entomol. Soc.*, 87: 68-230.
- GILL, P.D. 1979. Colour-pattern variation in relation to habitat in the grasshopper *Chorthippus brunnes* (Thunberg). *Ecol. Entomol.*, 4: 249-257.
- GREEN, T.R. & RYAN, C.A. 1972. Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insects. *Science*, 175: 776-777.
- HASSELL, M.P. & SOUTHWOOD, T.R.E. 1978. Foraging strategies of insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 75-98.
- HAUKIOJA, E. 1980. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos*, 35: 202-213.
- HECKMAN, C. 1994. New limnological nomenclature to describe ecosystem structure in the tropical wet-and-dry climatic zone. *Arch. Hydrobiol.*, 130: 385-407.
- HUTCHINSON, G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. New Haven, Conn: Yale University Press. 260 p.
- ISELY, F.B. & ALEXANDER, G. 1949. Analysis of insect food habits by crop examination. *Science*, 109: 115-116.
- JAENIKE, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 21: 243-273.
- JERMY, T. 1984. Evolution of insect/host plant relationships. *Am. Nat.*, 124: 609-630.
- JERMY, T. 1987. The role of experience in host selection of phytophagous insects. In: CHAPMAN, R.F., BERNAYS, E.A., STOFFOLANO, J.G. (eds.). *Perspectives in Chemoreception and Behavior*. New York: Springer, p. 143-57.

- JERMY, T. 1988. Can predation lead to narrow food specialization in phytophagous insects? *Ecology*, 69: 902-904.
- JOERN, A. 1979. Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera:Acrididae): factors influencing diet specialization. *Oecologia*, 38: 325-347.
- JOERN, A. 1986. Experimental study of avian predation on coexisting grasshopper populations (Orthoptera: Acrididae) in a sandhills grassland. *Oikos*, 46: 243-249.
- JOERN, A. 1992. Variable impact of avian predation on grasshopper assemblies in sandhills grassland. *Oikos*, 64: 458-463.
- JOHNSON, D.L. & MUNDEL, H.H. 1987. Grasshopper feeding rates, preferences, and growth on safflower. *Ann. Appl. Biol.*, 111: 43-52.
- JONES, C.G. & J.S. COLEMAN. 1988. Leaf disc size and insect feeding preference: implications for assays and studies on induction of plant defense. *Entomol. Exp. Appl.*, 47: 167-172.
- JUNK, W.J. & NUNES DE MELLO, J.A.S. 1987. Impactos Ecológicos das Represas Hidrelétricas na Bacia Amazônica Brasileira. *Homem e Natureza na Amazonia*, 95: 367-385.
- KARBAN, R. 1987. Effects of clonal variation of the host plant, interspecific competition, and climate on the population size of a folivorous thrips. *Oecologia*, 74: 298-303.
- KARBAN, R. & MYERS, J.H. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 331-348.
- KETTLEWELL, H. B. D. 1955. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*, 9: 323-342
- LARSSON, S.; WIREN, A.; LUNDGREN, L.; ERICSSON, T. 1986. Effects of light and nutrient stress on leaf phenolic chemistry in *Salix dasyclados* and susceptibility to *Galerucella lineola* (Coleoptera). *Oikos*, 47: 205-210.

- LEE, J.C. & BERNAYS, E.A. 1988. Declining acceptability of a food plant for the polyphagous grasshopper *Shistocerca americana*: the role of food aversion learning. *Physiol. Entomol.*, 13: 291-301.
- LEE, J.C. & BERNAYS, E.A. 1990. Food tastes and toxic effects: associative learning by the polyphagous grasshopper *Shistocerca americana* (Drury) (Orthoptera: Acrididae). *Anim. Behav.*, 39: 163-173.
- LE GALL, P. 1989. Le choix des plantes nourricieres et la specialisation trophique chez les Acridoidea (orthopteres). *Bull. Ecol.*, 20: 245-261.
- LEWIS, A.C. 1982. Leaf wilting alters a plant species ranking by the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Ecol. Entomol.*, 7: 391-395.
- LEWIS, A.C. 1984. Plant quality and grasshopper feeding: effects of sunflower condition on preference and performance in *Melanoplus differentialis*. *Ecology*, 65: 836-843.
- LODGE, D.M. 1991. Herbivory on Freshwater Macrophytes. *Aquatic Botany*, 41: 195-224.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press. 203 p.
- MARQUIS, R.J. & BRAKER, H.E. 1987. Influence of method of presentation on results of plant-host preference tests with two species of grasshopper. *Entomol. Exp. Appl.*, 44: 59-63.
- MATTSON, W.J. & HAACK, R.A. 1987a. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience*, 37: 110-118.
- MATTSON, W.J. & R.A. HAACK. 1987b. The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects. In: *Insect Outbreaks*. (Eds: Barbosa, P; Schultz, J.C) Academic, New York, p. 365-407.
- MESSINA, F.J. 1982. Food plant choices of two goldenrod beetles: relation to plant quality. *Oecologia*, 55: 342-354.

- MICHAUD, J.P. 1990. Conditions for the evolution of polyphagy in herbivorous insects. *Oikos*, 57: 278-279.
- MILLER, J.R. & STRICKLER, K.L. 1984. Finding and accepting host plants. Cap. 6. In: BELL, W.J.; CARDE, R.T. (eds.) *Chemical Ecology of Insects*. London: Chapman and Hall Ltd. p. 127-157.
- MITCHELL, D.S. & THOMAS, P.A. 1972. Ecology of water weeds in the neotropics. *Unesco Tech. Paper, Hydrolog Series*, 12: 34-44.
- MULKERN, G.B. 1967. Food selection by grasshoppers. *Ann.Rev.Entomol.*, 12: 59-78.
- MULKERN, G.B. & ANDERSON, J.F. 1959. A technique for studying the food habits and preferences of grasshoppers. *Jour. Econ. Entomol.*, 52: 342.
- NUNES, A.L. 1989. *Estudo sobre o ciclo de vida e fenologia de Stenacris f. fissicauda (Bruner 1908) (Orthoptera: Acrididae) em um lago de várzea da Amazônia Central - Brasil*. Manaus, AM: INPA/FVA. Dissertação (Mestrado em Ciências, área de concentração Ecologia), Instituto de Pesquisa da Amazônia.
- OTTE, D. & JOERN, A. 1977. On feeding patterns in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proc. Acad. Nat. Sciences of Philadelphia*, 128: 89-126.
- PRADO, A. L.; HECKMAN, C.W.; MARTINS, F.R. 1994. The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: II. The aquatic macrophyte vegetation in the Pantanal de Mato Grosso, Brazil. *Int. Revue ges. Hydrobio.*, 79: 569-589.
- PRICE, P.W. 1991. The plant vigor and herbivore attack. *Oikos*, 62: 244-251.
- PRICE, P.W.; ROININEN, H.; TAHVANAINEN, J. 1987a. Plant age and attack by bud galler, *Euura mucronata*. *Oecologia*, 73: 334-337.
- PRICE, P.W.; ROININEN, H.; TAHVANAINEN, J. 1987b. Why does the bud-galling sawfly, *Euura mucronata*, attack Ion shoots? *Oecologia*, 74: 1-6.

- PYKE, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 523-575.
- RAINA, A.K.; BENEPAL, P.S.; SHEIKH, A.Q. 1980. Effects of excised and intact leaf methods, leaf size, and plant age on Mexican Bean Beetle feeding. *Ent. Exp. Appl.*, 27: 306-308.
- RATHCKE, B. 1985. Slugs as generalist herbivores: tests of three hypotheses on plant choices. *Ecology*, 66: 828-836.
- RAUSHER, M.D. 1988. Is coevolution dead? *Ecology*, 69: 898-901.
- RHOADES, D.F. & CATES, R.G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Adv. Phytoch.* 10: 168-213.
- RICHARDSON, B. & WHITTAKER, J.B. 1982. The effect of varying the reference material on ranking of acceptability indices of plant species to a polyphagous herbivore, *Agriolimax reticulatus*. *Oikos*, 39: 237-240.
- ROBERTS, H.R. 1978. A revision of the tribe Leptysmini except the genus *Cylindrotettix* (Orthoptera: Acrididae: Leptysminae). *Proc. Acad. Nat. Sciences of Philadelphia*, 129: 33-69.
- ROWELL, C.H.F. 1985. The feeding biology of a species-rich genus of rainforest grasshoppers *Rhachicreagra* (Orthoptera: Acrididae) II. Foodplant preference and its relation to speciation. *Oecologia*, 68:99-104.
- SANDS, D.P.A. & KASSULKE, R.C. 1986. Assesment of *Paulinia acuminata* (Orthoptera: Acrididae) for the biological control of *Salvinia molesta* in Australia. *Entomophaga*, 31: 11-17.
- SCHOENER, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 369-404.
- SCHULTZ, J.C. 1981. Adaptive changes in antipredator behavior of a grasshopper during development. *Evolution*, 35: 175-179.

- SCHULTZ, J.C. 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology*, 69: 896-897.
- SCRIBER, J.M. 1984. Host-plant suitability. In: BELL, W.J.; CARDE, R.T. (eds.) *Chemical Ecology of Insects*. London: Chapman and Hall Ltd. p.159-202
- SILVEIRA-GUIDO, A. & PERKINS, D. 1975. Biology and host specificity of *Cornops aquaticum* (Orthoptera:Acrididae), a potential biological control agent for waterhyacinth. *Env. Entomol.*, 4: 400-404.
- SIMPSON, S.J. & WHITE, P.R. 1990. Associative learning and locust feeding: evidence for a "learned hunger" for protein. *Anim. Behav.*, 40: 506-513.
- SINGER, M. 1971. Evolution of food-plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution*, 25: 383-389.
- SINGER, M.C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution*, 37: 389-403.
- SINGER, M.C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant feeding insects. In: MILLER, J.R. & MILLER, T.A. (eds.). N. Y. :Spring-Verlag. p.65-94.
- SMILEY, J. 1978. Plant chemistry and the evolution of host specificity: a new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. *Science*, 201: 745-747.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1972. The insect/plant relationship - an evolutionary perspective. *Symp. Royal Entomol. Soc. London.*, 6: 3-30.
- SPERBER, C.F. 1991. *Ecologia alimentar do gafanhoto Abracis dilecta Walker 1870 (Orthoptera: Acrididae)*. Campinas, S.P.: UNICAMP. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, área de Ecologia), Universidade Estadual de Campinas. 170p.
- STOCKHOFF, B.A. 1993. Diet heterogeneity: implications for growth of a generalist herbivore, the gypsy moth. *Ecology*, 74: 1939-1949.

- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H.; SOUTHWOOD, R. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. London: Blackwell. 314 p.
- SWAIN, T. 1978. Plant-animal coevolution: a synoptic view of the paleozoic and mesozoic. *Ann. Proc. Phytoch. Soc.*, 15: 3-19.
- SZENTESI, A. & BERNAYS, E.A. 1984. A study of behavioural habituation to a feeding deterrent in nymphs of *Shistocerca gregaria*. *Physiol. Entomol.* 9: 329-340.
- THOMPSON, J.N. 1988a. Coevolution and alternative hypotheses on insect/plant interactions. *Ecology*, 69: 893-895.
- THOMPSON, J.N. 1988b. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Ent. Exp. Appl.*, 47: 3-14.
- VIEIRA, M.F. 1989. *Bionomia e biologia de Paulinia acuminata (De Geer) (Orthoptera: Pauliniidae) em um lago de várzea da Amazônia Central*. Manaus, AM: INPA/FVA. Dissertação (Mestrado em Ciências, área de concentração Ecologia), Instituto de Pesquisa da Amazônia.
- WARNER, R.E. 1970. *Neochetina eicchorniae*, a new species of weevil from waterhyacinth, and biological notes on it and *N. bruchi* (Coleoptera: Curculionidae: Bagoini). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 72: 487-499.
- WHITE, P.R. & CHAPMAN, R.F. 1990. Olfactory sensitivity of gomphocerine grasshoppers to the odours of host and non-host plants. *Ent. Exp. Appl.*, 55: 205-212.
- WHITE, T.C.R. 1969. An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of Psyllids in Australia. *Ecology*, 50: 905-909.
- WHITE, T.C.R. 1976. Weather, food and plagues of locusts. *Oecologia*, 22: 119-134.
- WHITE, T.C.R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia*, 33: 71-86.

- WHITE, T.C.R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63: 90-105.
- ZAR, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, Inc.. 620p.
- ZOLESSI, L.C. 1956. Observaciones sobre *Cornops aquaticum* Br. (Acridoidea, Cyrtacantacr.) en el Uruguay. *Rev. Soc. Uruguay Ent.*, 1: 3-28.