



Yuriko Yanagizawa de Almeida Nogueira Pinto

HERBIVORIA EM *Erechtites valerianaefolia* DC. (ASTERACEAE):
DISTRIBUIÇÃO DE ATAQUE DOS HERBÍVOROS E
RESPOSTAS COMPENSATÓRIAS DA PLANTA

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) Yuriko Yanagizawa de Almeida Nogueira Pinto e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia, UNICAMP, para a obtenção do título de Doutor em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

2000

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SECÇÃO CIRCULANTE

5510101455



| | | | |
|--------------|--------------------------|---|-------------------------------------|
| UNIDADE | Be | | |
| N.º CHAMADA: | 1/Unica | | |
| | YGSF/P | | |
| V. | Ex. | | |
| TOMBO BC/ | 43511 | | |
| PROC. | 16-392101 | | |
| C | <input type="checkbox"/> | D | <input checked="" type="checkbox"/> |
| PREC# | R\$ 11,00 | | |
| DATA | 31/01/01 | | |
| N.º CPD | | | |

CM-00153688-3

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

Pinto, Yuriko Yanagizawa de Almeida Nogueira
Yanagizawa, Yuriko Yanagizawa de Almeida Nogueira Pinto
P658h Herbivoria em *Erechtites valerianaefolia* DC. (Asteraceae):
 Distribuição de ataque dos herbívoros e respostas compensatórias
 da planta / Yuriko Yanagizawa de Almeida Nogueira Pinto. --
 Campinas, SP.[s.n.], 2000.
 110f. ilus.
109p. il
 Orientador: João Vasconcellos Neto
 Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas. Instituto
 de Biologia.

1. Asteraceae. 2. Herbívoros. 3. Interação. I. Vasconcellos Neto,
 João. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
 III. Título.

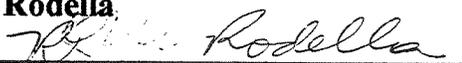
Data da Defesa: 05 de outubro de 2000.

Banca Examinadora:

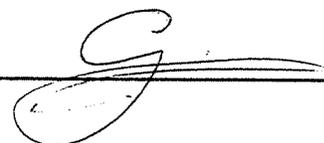
Prof. Dr. João Vasconcellos Neto (Orientador)



Profa. Dra. Rita de Cássia Sindrônia Maimoni Rodella



Profa. Dra. Maria Alice Garcia



Dr. Carlos Roberto Sorensen Dutra da Fonseca



Profa. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade



Prof. Dr. José Eugênio Cortes Figueira

Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SECÃO CIRCULANTE

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SECÃO CIRCULANTE

Para

Eizaburo Yanagizawa, meu pai
Yoshiko Yanagizawa, minha mãe, *in memoriam*

Mitiko, Tizuko, Atsuko, Naoko, Mami, Miwa, minhas irmãs

Paes, meu esposo

Lucas e Bruno, meus filhos

Com amor, dedico

UNICAMP

BIBLIOTECA CENTRAL

SEÇÃO CIRCULANTE

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. **João Vasconcellos Neto**, orientador e amigo, pelos muitos ensinamentos.

Aos funcionários do Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu, senhores **Clemente José Campos** e **José Eduardo Costa** e ex-funcionários senhores **Antonio Carlos dos Santos** e **José Hernandes Gomes**, pelo inestimável auxílio no trabalho de campo e no processamento de plantas para obtenção de matéria seca.

Aos biólogo **César Yuji Fujihara** e engenheiro florestal **Alberto Kazutoshi Fujihara**, meus caros sobrinhos, pelas inúmeras aulas sobre computação gráfica, ministradas sempre com imensa paciência e boa vontade.

À médica veterinária **Ana Maria Nogueira Pinto Quintanilha**, pela elaboração do Abstract

Ao **Marcelo Augusto Prado Cristófar**, funcionário da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, UNESP, Campus de Botucatu, pelo primoroso trabalho de montagem das fotografias.

À Profa. Dra **Rita de Cássia Sindrônia Maimoni Rodella**, do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu, pelo estímulo constante e valioso auxílio na utilização da Análise Multivariada.

À Profa Dra **Silvia Rodrigues Machado**, do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu, pelo estudo anatômico de *Erechtites valerianaefolia* e confecção de microfotografias (Figuras 8-13; 42-24).

À Profa Dra **Lucia Maria Paleari**, do Departamento de Educação do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu, pela fotografia do besouro *Agatomeris signatus* (Figura 30).

Ao Prof. Dr. **Adalberto José Crocci**, do Departamento de Bioestatística do Instituto de Biociências, UNESP, Campus de Botucatu, pela análise estatística.

À bibliotecária **Rosemary Cristina da Silva**, da UNESP, Campus de Botucatu, pela correção das referências bibliográficas.

Ao **Laboratório de Nutrientes e Laboratório de Solos**, do Departamento de Solos da Faculdade de Ciências Agronômicas, UNESP, Campus de Botucatu, pela análise das plantas e do solo.

Ao **Departamento de Ciências Ambientais** da Faculdade de Ciências Agronômicas, UNESP, Campus de Botucatu e ao **Setor de Climatologia** do Instituto Agrônomo de Campinas, pelos dados climáticos da região de Botucatu e de Jundiaí, respectivamente.

Aos Professores Doutores **José Eugênio Cortes Figueira**, **Gislene Maria da Silva Ganade**, **Maria Alice Garcia** e **Rita de Cássia Sindrônia Maimoni Rodella**, membros da Pré-banca, pela análise crítica da tese.

À família da minha irmã, **José Maria**, **Naoko**, **Henrique**, **Mônica** e **Carlinhos**, pelo carinho com que sempre me receberam em Campinas ao longo da realização deste trabalho.

SUMÁRIO

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

| | |
|---|----|
| Resumo..... | 1 |
| Abstract..... | 2 |
| Introdução..... | 4 |
| Materiais e métodos..... | 13 |
| 1. Área de estudo..... | 13 |
| 2. Espécie estudada..... | 17 |
| 3. Fenologia de <i>Erechtites valerianaefolia</i> | 18 |
| 4. Mapeamento das populações | 19 |
| 5. Herbívoros: fenologia e recursos utilizados..... | 19 |
| 6. Avaliação da herbivoria..... | 20 |
| 6.1. Parâmetros utilizados..... | 20 |
| 6.2. Comparação da longevidade entre plantas não atacadas e atacadas | 24 |
| 6.3. Análise de similaridade..... | 24 |
| 6.4. Relações entre o ataque de herbívoros e o tamanho das plantas..... | 27 |
| 6.5. Comparação do desempenho entre plantas atacadas e não atacadas..... | 28 |
| Resultados..... | 29 |
| 1. Descrição de <i>Erechtites valerianaefolia</i> | 29 |
| 2. Fenologia de <i>Erechtites valerianaefolia</i> | 33 |
| 3. Distribuição espacial das plantas | 38 |
| 4. Variação do tamanho das plantas..... | 43 |
| 5. Herbívoros..... | 43 |
| 6. Avaliação da herbivoria e do desempenho das plantas..... | 52 |
| 6.1. Efeito do ataque dos herbívoros sobre a arquitetura das plantas..... | 52 |
| 6.2. Longevidade das plantas..... | 53 |
| 6.3. Conteúdo de nutrientes..... | 57 |
| 6.4. Similaridade entre as plantas atacadas e não atacadas..... | 57 |
| 6.5. Relações entre padrões de ataque dos herbívoros e o tamanho das plantas..... | 64 |
| 6.6. Comparação entre as plantas com ausência de ataque (G_1) e atacadas por | |

| | |
|---|----|
| herbívoros (G_2 e G_3) quanto à alocação de recursos..... | 66 |
| Discussão..... | 73 |
| Conclusões..... | 95 |
| Referências Bibliográficas..... | 96 |

Resumo

As interações entre *Erechtites valerianaefolia* DC. (Asteraceae) e herbívoros a ela associados foram estudadas de julho de 1991 a maio de 1993, na Serra do Japi, Jundiá, SP, e de julho de 1992 a maio de 1993 na Fazenda Lageado, Botucatu, SP. Os principais objetivos foram testar as hipóteses que versam sobre a preferência dos herbívoros quanto ao tipo de plantas dentro de uma mesma população vegetal (Hipótese da Planta Vigorosa e Hipótese da Planta Estressada) e sobre as respostas compensatórias das plantas mediante impacto da herbivoria (Hipóteses das Respostas Sub-compensatórias, Equivalentes e Sobre-compensatórias). Foi utilizada uma parcela única em cada localidade para a monitorização dos organismos a fim de descrever a fenologia, longevidade e as relações entre plantas e seus herbívoros. Parâmetros biométricos como altura, número de ramos, de folhas, de estruturas reprodutivas, área foliar e peso seco do caule, da folha e de estruturas reprodutivas foram analisados para avaliação do tamanho e do esforço reprodutivo de plantas coletadas sempre no início da fase de dispersão de sementes. *E. valerianaefolia* possui uma série de características que favorecem o ataque por adultos e larvas endógenas de *Agatomerus signatus* Klug, 1824 (Megalopodinae, Chrysomelidae) e de um forrageador de meristemas apicais não identificado. As duas espécies de herbívoros partilham o recurso atacando, o primeiro, exclusivamente plantas em reprodução e, o outro, exclusivamente plantas na fase vegetativa. Na presença das larvas brocadoras de megalopodíneos, os tecidos-alvos em torno do túnel modificam-se, tornando-se ricos em grãos de amido. A probabilidade de ataque aumentou para plantas maiores, especialmente com relação a megalopodíneos. Plantas atacadas associaram-se a locais mais favoráveis para o crescimento e exibiram um esforço reprodutivo equivalente ou maior que plantas não

atacadas. Os dados deste trabalho apóiam integralmente a Hipótese da Planta Vigorosa e parcialmente a Hipótese do Gradiente de Respostas Compensatória pois refuta a Sub-compensação.

Abstract

The interactions between *Erechtites valerianaefolia* DC. (Asteraceae) and their associated herbivores have been studied from July 1991 to May 1993 in Serra do Japi, Jundiaí, SP, and from July 1992 to May 1993 in Fazenda Lageado, Botucatu, SP. The main objectives of this study were to test the hypothesis that account for the herbivores preference concerning the vigor of the host plants (The Vigorous Plant Hypothesis and The Stressed Plant Hypothesis) and the Compensatory Responses of the host plants (Undercompensatory, Equivalent and Overcompensatory Hypothesis). A single parcel in each locality was used for monitoring the organisms in order to describe the phenology, longevity and relationships between plants and their herbivores. Biometrical parameters such as height, number of branches, number of leaves, number of reproductive structures, foliar area and dry weight of the stem, leaves and reproductive structures were analysed to evaluate the size and reproductive effort of plants collected in early dispersion. *E. valerianaefolia* has a number of characteristics that favour the attack of adults and endogenous larvae of *Agatomerus signatus* Klug, 1824 (Megalopodinae, Chrysomelidae) and of an non identified apical meristem forager. Both groups of herbivores share the resource, the first attacking exclusively reproducing plants and the other attacking

exclusively plants on the vegetative stage. In the presence of the megalopodineous borers, the target tissues around the tunnel suffer a modification to become rich in starch grains. The attack probability is larger for the more vigorous plants, specially with regard to megalopodineous. The attacked plants replace the lost tissues and can also increase their reproductive effort. These plants had been usually associated with sites that were more suitable to the growth, within the studied parcels, in both localities. The data support The Vigorous Plant Hypothesis and the Compensatory Reactions Gradiente but reject the Undercompensation. Therefore, a fitness reduction due to herbivory in the *E. valerianaefolia* populations was not found.

INTRODUÇÃO

Entre a miríade de processos de interações populacionais, cuja importância ecológica e/ou evolutiva é amplamente discutida, fornecendo subsídios para compreender a complexidade das relações bióticas em todos os níveis de organização, as relações entre plantas e herbívoros têm sido motivo de pesquisas sob os mais variados prismas, como se pode observar em Dirzo (1984), Crawley (1997), Hartley *et al.* (1997), e Trumble *et al.* (1993), entre outros. Uma das questões pertinentes ao tema refere-se ao efeito da herbivoria, visto que a ação dos herbívoros pode afetar o crescimento, a capacidade reprodutiva e a sobrevivência das plantas hospedeiras (McNaughton, 1983; Bergelson & Crawley, 1992).

A herbivoria foi, durante muito tempo, entendida como sendo negativa para as populações vegetais (Mattson & Addy, 1975), devido a destruição das plantas atacadas ou à diminuição, geralmente drástica, da produtividade vegetativa e/ou reprodutiva. Perdas econômicas advindas da redução das safras de plantas cultivadas, atacadas por herbívoros, principalmente de insetos nos momentos de surto (Mortimer, 1984; Trumble *et al.*, 1993), ajudaram a reforçar o senso comum sobre o caráter nocivo destes consumidores primários nas práticas agronômicas e, por extensão, influenciaram fortemente a consolidação da hipótese do efeito deletério. Da mesma forma, as conseqüências benéficas ao homem, devido ao uso de herbívoros no controle biológico de plantas daninhas (Wilson, 1964; Goeden, 1978; Julien, 1987), tiveram importância na implementação da idéia do efeito negativo da herbivoria o qual, segundo Belsky (1987), tem se constituído, historicamente, num dos paradigmas da ecologia.

Dentro do contexto evolutivo, o ataque intenso de herbívoros é associado ao favorecimento de adaptações que reduzem o risco de ataque propriamente dito, ou que reduzem os efeitos negativos do ataque sobre o desempenho de plantas hospedeiras (Lennartsson *et al.*, 1998). A redução do risco de ataque pode decorrer da produção de defesas químicas e mecânicas ou de escape no tempo e no espaço, enquanto que os efeitos negativos podem ser reduzidos pelo aumento de tolerância à herbivoria (Levin, 1971; Rausher & Feeny, 1980; Belsky *et al.*, 1993; Rosenthal & Kotanen, 1994; Haile *et al.*, 1998). O caráter nocivo da herbivoria na interpretação destas características vegetais é evidente.

Os debates sobre o efeito deletério têm, em última análise, considerado a diminuição na produtividade, longevidade e no potencial reprodutivo como causas da redução na aptidão de plantas atacadas. No entanto, são frágeis os trabalhos que demonstram este efeito (Strong *et al.*, 1984; Maschinsky & Whitham, 1989; Whitham *et al.*, 1990). Segundo Crawley (1997), a demonstração do impacto da herbivoria não deve prescindir da verificação de mudanças significativas na aptidão de plantas que sofreram ataque em comparação às que não foram danificadas.

O impacto dos herbívoros sobre o desempenho das plantas é influenciado por uma série de fatores endógenos e/ou exógenos (MacNaughton, 1986; Trumble *et al.*, 1993). Entre os fatores envolvidos, podem ser destacados a fase de desenvolvimento das plantas atacadas, o tipo e a idade do tecido removido, a quantidade retirada, isto é, a intensidade de ataque, e a frequência com que planta é danificada (Armstrong *et al.*, 1964; Marshall, 1965; Harper, 1977; Benner, 1988; Olson & Richards, 1988; Crawley, 1997). As reações das plantas dependem, por sua vez, principalmente das características da história de vida da população, das condições de crescimento ontogenético (Bean, 1964; Meijden van der *et al.*,

1988; Maschinsky & Whitham, 1989; Whitham *et al.*, 1990; Lennartsson *et al.*, 1998) e, para um tipo especial de herbivoria, da forma de crescimento modular universalmente estabelecida no reino vegetal (vide White, 1984)

A modularidade apresentada por organismos vegetais, determinando o crescimento por meio de repetidas iterações, confere às plantas capacidade de respostas mediante injúrias ambientais que removem tecidos com gemas apicais. O mecanismo fisiológico subjacente é que a dominância apical é suprimida (Weiss & Vaadia, 1965; Meidner, 1967; Torrey, 1976). A liberação da dominância induz, conseqüentemente, a ativação de meristemas axilares, dormentes na condição anterior, levando a planta a retomar o crescimento, segundo uma nova orientação espacial que modifica o padrão arquitetural. Desta forma, a ação de herbívoros, sob estas circunstâncias, pode levar as plantas a produzir naturalmente novas unidades modulares como uma forma de resposta compensatória (Meijden & Waals-Kooi, 1979; Meijden *et al.*, 1988; Inouye, 1982; Benner, 1988; Tuomi *et al.*, 1994; Nilsson *et al.*, 1996). Mesmo nos trabalhos em que a idéia de efeitos deletérios da herbivoria é pressuposta, a capacidade da resposta compensatória tem freqüentemente sido mencionada (Lennartsson *et al.*, 1998).

Considerações sobre os possíveis benefícios da herbivoria tomaram fôlego a partir dos anos setentas, tendo culminado na elaboração da Hipótese da Sobrecompensação, termo proposto por Belsky (1986) para denominar o crescimento compensatório após herbivoria, em que a biomassa das plantas atacadas é maior do que a de plantas sem ataque. Dentro desta linha de raciocínio, MacNaughton (1979) sugere a ocorrência de melhor desempenho em plantas que sofreram danos causados por herbívoros.

A sobrecompensação, como resposta ao ataque, encerra a idéia de efeito benéfico da herbivoria, pelo aumento da aptidão de plantas danificadas (mas vide Belsky, 1986). No

caso da perda da dominância apical, pressupõe-se, em última análise, que plantas atacadas produzam, como resposta final de reiteração, múltiplos ramos reprodutivos, a partir dos quais é formada maior quantidade de sementes viáveis. A maioria dos casos relatados sobre o aumento do desempenho individual provem de plantas que sofreram remoção do tecido meristemático, sendo que a reposição de tecidos é dependente da quebra da dominância apical (Mariko & Hogetsu, 1987).

Os benefícios observados através do aumento da produtividade vegetativa/reprodutiva em plantas atacadas, levaram alguns autores a sugerir que a interação planta/herbívoro poderia ser entendida como mutualística (Chew, 1974; Owen & Wiegert, 1976; McNaughton, 1979; Owen, 1980; Whitham *et al.*, 1990). Paige & Whitham (1987), estudando *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae), contribuíram fortemente para a disseminação da idéia da sobrecompensação, que modifica a concepção de como a herbivoria poderia influenciar a aptidão darwiniana em populações vegetais. Segundo estes autores, plantas atacadas por herbívoros obteriam uma vantagem reprodutiva significativa pelo aumento de aptidão decorrente da reiteração de ramos laterais após perda de meristemas apicais. Tendo sido considerado o primeiro caso de demonstração do aumento de aptidão, este trabalho foi um importante marco que promoveu mudanças consistentes na forma de interpretar o efeito da herbivoria sobre populações vegetais hospedeiras (vide Lennartsson *et al.*, 1997; Lennartsson *et al.*, 1998). No entanto, após alguns anos, Bergelson & Crawley (1992) e Bergelson *et al.* (1996), refutaram este resultado, baseados no fato de que observando a mesma espécie, numa área geográfica distinta, não obtiveram resultados similares. Diferenças na metodologia usada têm sido o contra-argumento apresentado por Paige (1994) para refutar as críticas a seus trabalhos mas, a não ocorrência da sobrecompensação tem sido amplamente defendida nas revisões realizadas por Belsky *et*

al.(1993), Crawley (1993) e Bergelson *et al.* (1996). Crawley (1997) é contundente em alertar que, por ora, a idéia do efeito do aumento de aptidão darwiniana via sobrecompensação causada pela ação dos herbívoros, não seja considerada ou a seja com prudência. Segundo ele, a reação à herbivoria deve ser entendida como parte do padrão normal de rebrotamento de plantas em crescimento e que “a herbivoria é ruim para plantas atacadas e boa para as que não sofreram ataques”.

Mantendo um distanciamento crítico em relação à conotação coevolutiva criada pela expectativa do real aumento da aptidão darwiniana e atribuindo à forma de crescimento modular de plantas, a capacidade de compensar os danos, é possível considerar que a ação de herbívoros, de fato, desencadeia respostas reiterativas, podendo alterar o desempenho individual de plantas, aumentando-o ou diminuindo-o, de forma a produzir um gradiente de respostas compensatórias. Os efeitos da herbivoria podem induzir, portanto, o aparecimento de respostas que podem se situar em diferentes pontos do *continuum* entre o aumento (sobrecompensação) e a diminuição (subcompensação) da produtividade. Assim, ainda que se considere a visão parcimoniosa de Crawley (1997) quanto à não ocorrência da sobrecompensação, a idéia convencional do efeito unicamente deletério da herbivoria, subestimando o potencial de crescimento por adição de módulos por iteração (ou reiteração), deve ser ampliada e, neste sentido, é possível pressupor que o melhor ponto de partida para o estudo do sistema planta/herbívoro seja a Hipótese do Gradiente de Compensação, conforme proposta por Whitham *et al.* (1990).

Dentro do gradiente de compensação, a magnitude da resposta individual pode resultar da diferente combinação de fatores ecológicos e fisiológicos (Binnie & Clifford, 1980; Maschinsky & Whitham, 1989; Whitham *et al.*, 1990). O estado hídrico e nutricional do solo, em especial o nitrogênio (Benner, 1988), tem uma grande influência na

determinação do crescimento que sucede ao ataque (Brown & Allen, 1989). Neste sentido, considera-se que, de uma forma geral, as plantas estabelecidas em solos ricos em nutrientes são mais tolerantes à herbivoria, compensando mais eficientemente do que as plantas que crescem em solos desfavoráveis. No entanto, as respostas são fortemente condicionadas por muitas outras variáveis ambientais que podem alterar completamente a direção e a magnitude das respostas compensatórias (Juenger & Bergelson, 1997), tornando as previsões muito difíceis de serem realizadas. Segundo estes autores, as questões ecológica, fisiológica e evolutiva, relacionadas com a tolerância aos herbívoros e, por conseguinte, com as respostas compensatórias são, até hoje, muito pouco esclarecidas. Estudos avaliando a influência de fatores como água e nutrientes associados ou não a outros fatores como, por exemplo, a densidade populacional, provêm geralmente de ambientes artificiais, muitas vezes altamente controlados, nos quais a herbivoria é simulada. Ainda que estes procedimentos sejam indispensáveis, as generalizações sobre o tema devem se basear também nos levantamentos de casos de herbivoria natural, como tem sido salientado por diversos autores, entre eles Watkinson (1986) e Brown *et al.* (1987).

O ambiente natural é heterogêneo e constituído de condições e recursos que variam continuamente ou abruptamente, tanto no tempo quanto no espaço (Louda *et al.*, 1987; Fitter, 1997). O desempenho de cada planta reflete fortemente as características do micro-sítio de estabelecimento, sendo que esta influência pode, muitas vezes, ser mais determinante do que o potencial genético (Harper, 1977); as evidências advindas de populações clonais (Hutchings, 1997), confirmam a forte associação entre o desempenho de indivíduos e fatores ambientais.

Qual é a relação entre o crescimento heterogêneo de plantas na população e os herbívoros quanto a sua preferência alimentar? Esta é uma questão que vem recebendo

explicações aparentemente antagônicas, baseadas fundamentalmente no conceito de estresse, que pode ser entendido como qualquer fator que restringe a produtividade vegetal (Crawley, 1997), com especial ênfase na disponibilidade de água ou de nutrientes do solo (White, 1969). Na hipótese formulada por White (1969), plantas fisiologicamente estressadas são preferencialmente atacadas por herbívoros pois, sob tais condições, ocorrem complexas mudanças na quantidade, distribuição e composição do conteúdo de nitrogênio, o que aumenta a disponibilidade deste nutriente para os consumidores, especialmente insetos (veja também White, 1984). O nitrogênio é um recurso que geralmente limita o crescimento de herbívoros (Szujewski, 1987; Parra, 1991; Trumble *et al.*, 1993), pois além de geralmente ocorrer em baixas quantidades, é pouco acessível em plantas que não apresentam estresse fisiológico.

Esta idéia sobre a preferência, ratificada diversas vezes após sua proposição (Matson & Addy, 1975; Larson, 1989; Matson, 1980), foi revista por Price (1991), que verificou que as evidências sobre o ataque preferencial dos herbívoros à plantas maiores têm sobrepujados àquelas que confirmam a preferência por plantas estressadas. Segundo Price, a preferência alimentar/reprodutiva de herbívoros recai sobre plantas vigorosas, ou ramos (módulos) mais vigorosos, especialmente no caso de galhadores e afídeos, mas também de insetos com aparato bucal mastigador. A partir desta hipótese, denominada Hipótese da Planta Vigorosa, o resultado esperado é a ocorrência de uma forte associação entre a preferência de herbívoros e plantas ou módulos de tamanhos maiores.

Tanto uma quanto a outra hipótese dizem respeito à forma de distribuição de herbívoros em populações vegetais, considerando a variação das condições de crescimento das plantas e, especialmente no caso da Hipótese da Planta Vigorosa, do padrão de transporte de recursos entre diferentes compartimentos modulares. Price (1991)

reconheceu que as duas hipóteses não são excludentes e que, possivelmente, representam os extremos de um espectro de interações entre plantas e herbívoros, em que alguns herbívoros são favorecidos por plantas ou partes de plantas vigorosas e outros por plantas ou partes de plantas que apresentam estresse fisiológico.

Pelo exposto, tanto as hipóteses sobre a resposta compensatória de plantas hospedeiras ao ataque, quanto as hipóteses sobre a preferência na escolha de recursos alimentares por herbívoros, convergem para a idéia do *continuum*, em que o estado nutricional de cada planta é um fator preponderante na moldagem do comportamento dos organismos envolvidos na interação. Mesmo no trabalho de Larson & Whitham (1997), em que novas explicações quanto à preferência por sítios de alimentação/reprodução de galhadores são apresentadas, num sistema complexo envolvendo plantas / galhadores / afídeos, a qualidade nutricional dos tecidos atacados é considerada. As interações planta/herbívoro podem ser avaliadas, portanto, sob a ótica do *continuum* de qualidade nutricional das plantas hospedeiras, para compreender as inúmeras formas de relações entre organismos (Crawley, 1997).

O presente trabalho teve por objetivos estudar a preferência de insetos herbívoros por plantas hospedeiras para testar as Hipóteses de Planta Vigorosa e de Planta Estressada. Ao mesmo tempo, foram avaliadas as respostas das plantas atacadas quanto à subcompensação, compensação equivalente e sobre-compensação. A escolha de plantas anuais fundamentou-se no fato deste grupo de plantas apresentar, reconhecidamente, o potencial para se estabelecer em ambientes bastante heterogêneos, em comparação a populações perenes de áreas adjacentes (Rice, 1987 citado por Bazzaz & Morse, 1991) e apresentar uma grande plasticidade de respostas durante o crescimento ontogenético,

podendo o tamanho refletir o efeito de estresse múltiplo ambiental ao qual geralmente estão submetidas (Bazzaz & Morse, 1991).

A espécie vegetal utilizada para esta finalidade foi *Erechtites valerianaefolia* L. (Asteraceae), constituída de populações compostas de indivíduos de tamanhos visivelmente diferentes. Observações preliminares na Serra do Japi (Jundiaí, SP) e na Fazenda Lageado (Botucatu - SP), evidenciaram o ataque de herbívoros que, aparentemente, exibiam preferências quanto ao tipo de plantas hospedeiras, com acentuada variação de tamanho entre seus membros. Estas observações levaram à formulação das seguintes questões: 1. Qual a relação entre o tamanho das plantas e as características do ambiente? 2. Como se distribui o ataque de herbívoros na população de *E. valerianaefolia* cuja estrutura de tamanho é, aparentemente desigual? 3. Como as plantas respondem ao ataque em termos de produtividade, longevidade e potencial reprodutivo?

MATERIAIS E MÉTODOS

1. Áreas de estudo

O trabalho de campo foi desenvolvido durante o período de julho de 1991 a maio de 1993, em áreas ruderais situadas na Serra do Japi, município de Jundiaí ($23^{\circ} 15' S$; $46^{\circ} 52' W$) e em áreas de experimentação agrícola pertencentes à Fazenda Experimental Lageado, município de Botucatu ($22^{\circ} 52' S$; $48^{\circ} 26' W$), ambos localizados no estado de São Paulo (Figura 1).

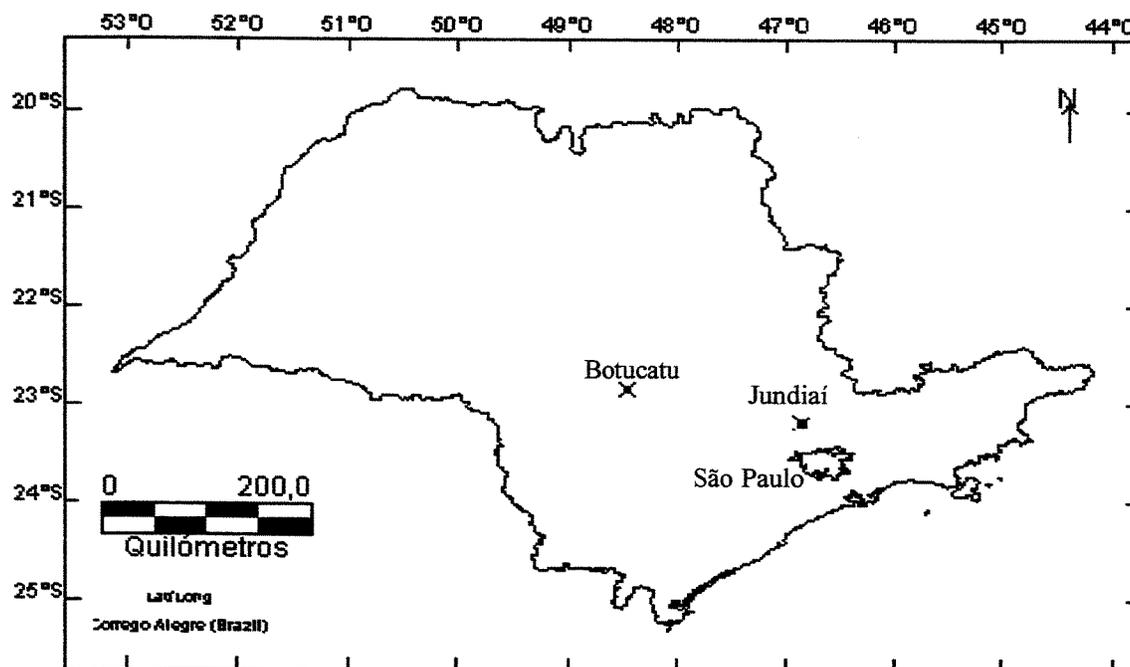


Figura 01: Localização dos municípios de Botucatu e de Jundiaí no estado de São Paulo.

A área de estudo na Serra do Japi localiza-se a aproximadamente 1000m de altitude, dentro de uma floresta mesófila semidecídua de altitude (Rodrigues *et al.*, 1992). A temperatura média anual registrada para esta região é de 15,7°C; segundo Pinto *et al.* (1992), julho é o mês mais frio (média de 11,8 °C), e janeiro o mês mais quente (média de 18,4°C). As chuvas predominam no verão, nos meses de dezembro e janeiro (> 250mm/mês), sendo o inverno seco, com índice pluviométrico inferior a 41 mm/mês (Pinto *et al.*, 1992). O solo da parte alta da Serra do Japi é classificado como Latossolo Vermelho Amarelo, fase rasa (Comissão de Solos, 1960). De acordo com Santoro & Machado Jr. (1992), nesta cota altitudinal, o solo é arenoso, raso ou pedregoso, sendo proveniente da decomposição quartizítica. Os dados de Rodrigues *et al.* (1989), demonstram que nesta altitude, o solo pode ser distrófico, com teores elevados de alumínio e fortemente ácido, mas também menos distrófico e chegar a mesotrófico nas camadas superficiais, com teores baixos de alumínio e mais alcalino.

Para a realização das observações e coletas, uma única parcela retangular medindo 270 x 2 m, dividida em 9 sub-parcelas contíguas de 30 x 2 m, foi traçada ao longo de uma estrada que recorta a vegetação, de forma a incluir diferentes ambientes (Figura 2).

Neste ambiente, as áreas a pleno sol localizaram-se nas sub-parcelas de 0 a 60 m e de 90 a 240 m, sendo a primeira situada na área de um antigo pomar e a segunda, na parte mais inclinada da estrada, ambas distantes da orla da mata, com solo compacto, pedregoso, sem camada de serrapilheira e muito ressecado,

inclusive na época mais chuvosa. As partes sombreadas situaram-se junto à orla da mata e corresponderam às parcelas localizadas na porção mais plana do terreno, com solo mais profundo, úmido, de cor escura e muito menos compactado. As características químicas do solo foram analisadas a partir de 10 amostras coletadas na profundidade de 0 a 20 cm, nas áreas a pleno sol e nas áreas sombreadas. As análises foram realizadas no Laboratório de Solos, do Departamento de Solos, FCA, UNESP, Campus de Botucatu.

O município de Botucatu, SP, situa-se na região centro-sul do estado, no ponto de transição entre a Depressão Periférica, a Cuesta e o Planalto Ocidental Paulista. A Fazenda Lageado localiza-se no Topo da Cuesta que corresponde à região do Planalto Ocidental, com altitudes variando entre 700 e 900 m (Almeida, 1964; Castro, 1966). O período das chuvas inicia-se geralmente em outubro e continua até março, com uma precipitação média de 1100 mm; a estação seca estende-se de abril a setembro, com 250 mm de precipitação média (Tubelis *et al.*, 1971). A área de estudo situou-se no pomar da Fazenda Lageado, sobre um solo classificado como Terra Rocha Estruturada distrófica, textura argilosa, cujas principais características foram relatadas por Carvalho *et al.* (1983).

Nessa área, sob as copas de árvores adultas de abacateiro (*Persea americana* Mill.) e sob as copas de árvores adultas de noqueira-pecan (*Carya illinoensis* Koeh.), uma grade retangular composta de 45 parcelas quadradas contíguas, com 5 m de lado, foi traçada de forma a se obter 27 parcelas sob os abacateiros e 18 parcelas sob as noqueiras (Figura 3).

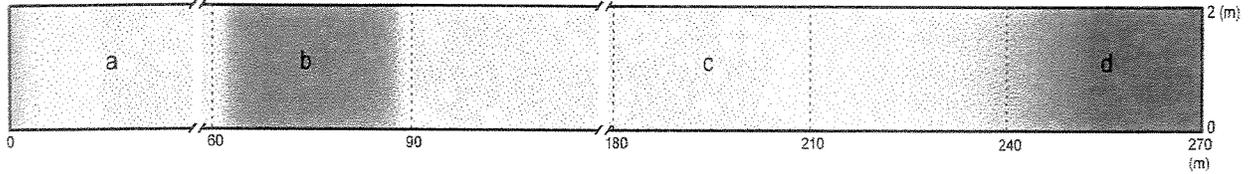


Figura 02 - Esquema da parcela empregada na Serra do Japi, Jundiaí, SP, para levantamento da população de *Erechites valerianaefolia*, no período de julho de 1992 a maio de 1993. As áreas escuras correspondem a regiões planas e sombreadas próxima a orla da mata (b e d) e as claras, a regiões ensolaradas e declive, localizadas em áreas descampadas (a e c).

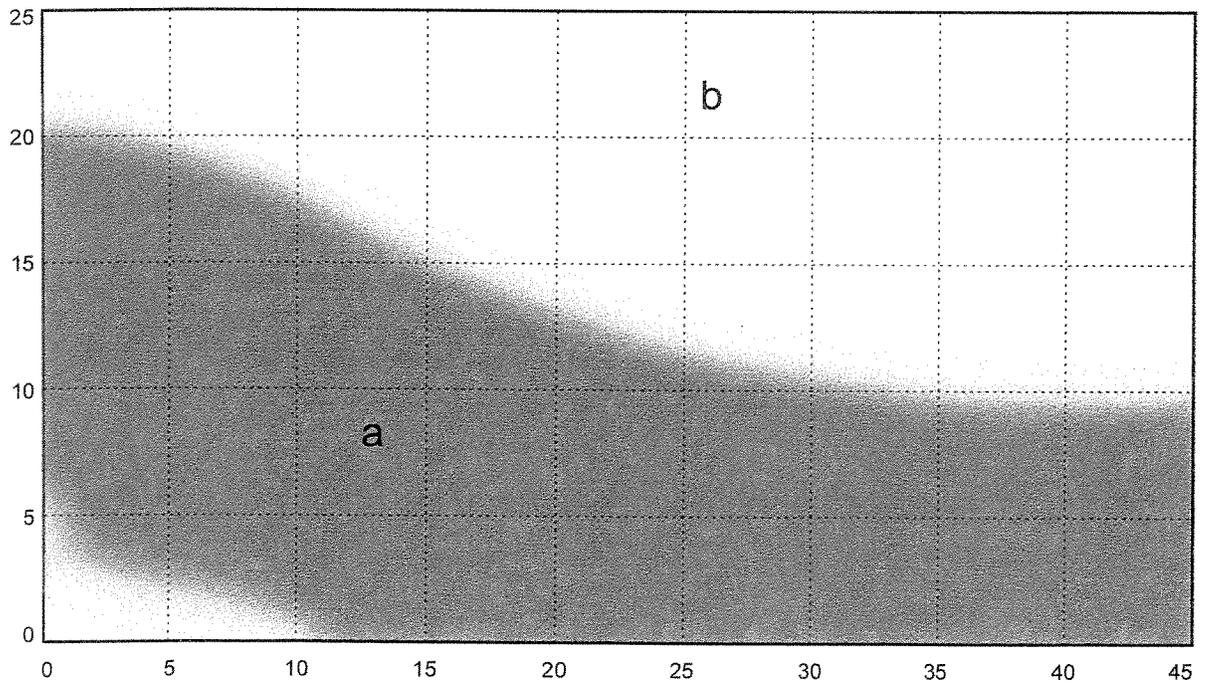


Figura 03 - Esquema da parcela empregada na Fazenda Lageado, Botucatu, SP, para levantamento da população de *Erechites valerianaefolia*, no período de julho de 1992 a maio de 1993. As áreas escuras correspondem a regiões planas e sombreadas (a) e as claras, a regiões ensolaradas e declive (b)..

Em decorrência do caráter decíduo das noqueiras, a grade incluiu áreas a pleno sol, principalmente durante o outono e início da primavera, e áreas sombreadas, estas debaixo dos abacateiros que são plantas perenifolias. O terreno apresentou declividade no sentido noqueira pecan - abacateiro, sendo o solo sob as noqueiras mais compacto, menos úmido, de coloração mais clara e desnudo em relação ao solo observado sob os abacateiros, onde o terreno era plano. As coletas e a análise do solo desta área de estudo foram realizadas de forma similar à descrita para a Serra do Japi.

2. Espécie estudada

Erechtites valerianaefolia DC. (Asteraceae) é uma espécie herbácea, anual, que ocorre no estado de São Paulo como planta invasora (Leitão Filho *et al.*, 1975), ocupando áreas recém-abertas, de solos férteis e úmidos, estando freqüentemente associada a culturas de bananeiras no litoral paulista (Lorenzi, 1982). É uma espécie considerada por Lewinsohn (1992), como planta daninha emergente, mas de difícil localização no campo. Segundo Leitão Filho *et al.* (1975), *E. valerianaefolia* tem um ciclo de vida de 100-120 dias, floresce abundantemente de maio a agosto e se reproduz exclusivamente por sementes.

A insuficiência de informações na literatura sobre a morfologia de *E. valerianaefolia*, exigiu que se fizesse a descrição da planta, selecionando características consideradas importantes na interação com herbívoros. Desta forma, a morfologia externa e interna de plantas procedentes das duas áreas de

estudo foi descrita em ausência de ataque, com o intuito de estabelecer o padrão morfológico de referência.

3. Fenologia de *Erechtites valerianaefolia*

Os dados fenológicos de *E. valerianaefolia* foram registrados durante dois anos consecutivos na Serra do Japi, de maio de 1991 a maio de 1993, e um ano na Fazenda Lageado, de maio de 1992 a maio de 1993. Os registros foram feitos por meio da monitorização mensal das plantas de ocorrência espontânea no campo. No primeiro período de monitorização na Serra do Japi, todas as plantas que ocorreram em ambas as margens da estrada foram contabilizadas. A área total de monitorização deste período foi de aproximadamente 1.100 m². No segundo período, acompanharam-se exclusivamente plantas estabelecidas dentro da parcela amostral. Foram contados os números de novos recrutas, de plantas nas fases avançadas do desenvolvimento vegetativo, de plantas em florescimento e de plantas dispersando sementes. Os indivíduos que não completaram o ciclo não foram contabilizados. A dificuldade para localizar plantas menores que 2 cm levou a adotar este valor como critério de inclusão dos novos recrutas na amostragem da população.

A partir do registro das plantas em diferentes estágios de desenvolvimento foram descritas a dinâmica das populações estudadas, assim como a contribuição percentual de 4 diferentes estágios de desenvolvimento a saber: novos recrutas;

plantas em diferentes fases do desenvolvimento vegetativo; plantas em florescimento e plantas dispersando sementes.

4. Mapeamento das populações

As plantas estabelecidas nas duas áreas de estudo foram mapeadas entre o mês de maio de 1992 e maio de 1993. Para o mapeamento, foram utilizadas as mesmas parcelas de amostragem dentro das quais as coordenadas dos indivíduos foram medidas. A seqüência em que as plantas entraram na fase de dispersão dentro da parcela foi descrita por meio de mapeamento mensal das plantas nesta fenofase.

5. Herbívoros: fenologia e recursos utilizados

A identificação e as descrições fenológicas dos herbívoros referem-se ao período de 1991 a 1993, para a Serra do Japi, e de 1992 e 1993, para a Fazenda Lageado, nas mesmas áreas de amostragem das populações vegetais. A identificação de *Agatomerus signatus* (Chrysomelidae) baseou-se na descrição presente em Klug (1824). Os padrões de utilização da planta hospedeira foram estabelecidos a partir de dados sobre o estágio de desenvolvimento das plantas atacadas, localização na planta hospedeira, tecidos consumidos e modo de remoção do tecido-alvo.

Para este herbívoro pertencente a muito pouco estudada sub-família Megalopodinae no Velho e no Novo Mundo (Jolivet, 1988; Peiyu & Xingke, 1994), foram obtidas, em cada coleta, outras informações como o tempo de permanência na planta, aspecto externo (coloração e estado de quitinização do hélitro e robustez) dos indivíduos recém-emergidos e o número de indivíduos presentes dentro da parcela amostral. Cortes anatômicos da região afetada pelos herbívoros na fase larval foram realizados a partir das plantas atacadas localizadas fora das parcelas de amostragem.

No caso de herbívoros forrageadores de meristemas apicais que não foram visualizados, suas atividades foram indiretamente registradas através dos vestígios de ataque às plantas.

6. Avaliação da herbivoria

6.1. Parâmetros utilizados

As avaliações da herbivoria foram realizadas por meio da comparação entre plantas com ausência de ataque e plantas atacadas por herbívoros com relação à arquitetura, longevidade, conteúdo de nutrientes e outros parâmetros biométricos.

Todas as plantas da parcela de amostragem foram etiquetadas e monitorizadas quanto à ocorrência ou não de ataque de herbívoros e

quanto ao tempo de vida daquelas que atingiram a fase de dispersão. A descrição da arquitetura foi realizada com plantas neste mesmo estágio de desenvolvimento.

Para a obtenção dos parâmetros biométricos, utilizaram-se todas as plantas com pelo menos um capítulo em dispersão. O crescimento determinado de *E. valerianaefolia* permitiu a adoção deste procedimento de coleta o que não seria possível em espécies com crescimento indeterminado. Em *E. valerianaefolia*, o florescimento se inicia somente após a produção de todas as unidades florais. Durante a coleta, as raízes não foram incluídas, devido às dificuldades e erros de amostragem envolvidos na coleta em condições de campo e considerando que, em diversos estudos desta natureza, as raízes também não foram estudadas (Abrahamson & Gadgil, 1973; Primack, 1979; Primack *et al.*, 1981; Turkington, 1983; Maimoni-Rodella, 1987, entre outros). A coleta de folhas mortas também ficou prejudicada, em condições de campo, pois as perdas foram muito grandes, o que levou à sua exclusão. Os espécimes coletados foram colocados separadamente em sacos plásticos e acondicionados em caixas de isopor, sendo, em seguida, levados ao laboratório para o processamento.

Os seguintes parâmetros foram obtidos:

- a. altura (do solo até o ponto mais alto da planta)
- b. número total de ramos secundários e/ou terciários
- c. número total de folhas e de capítulos com botões, com flores e com frutos por planta. Para a finalidade de cálculos, o total de

capítulos representou o somatório dos capítulos nas diferentes fases. A condição de pertencer às inflorescências apicais ou laterais foi mantida. Consideraram-se inflorescências apicais os capítulos produzidos em plantas com ramos monopodiais. Inflorescências laterais indicaram capítulos produzidos nos ramos reprodutivos, originários de gemas axilares.

- d. área foliar por planta (cm²) determinada através da utilização do aparelho denominado “area metter” instalado no Laboratório de Análises do Departamento de Agricultura, da Faculdade de Ciências Agronômicas, UNESP, Campus de Botucatu.
- e. Matéria seca das estruturas vegetativas e reprodutivas

Na avaliação da matéria seca (item e), as plantas coletadas foram separadas em caule (considerando-se o conjunto de eixo caulinar principal e ramos basais e ramos sem os capítulos), folhas (lâmina foliar e pecíolo) e em inflorescências apicais e laterais. O material separado foi seco em estufa de circulação forçada de ar, a 70^oC, até o peso constante, geralmente, obtido em torno de 72 horas. Obtiveram-se assim medidas de matéria seca das estruturas vegetativas (somatório da matéria seca do caule e da folha), de matéria seca das estruturas reprodutivas (somatório da matéria seca de todos os capítulos produzidos individualmente por plantas) e de matéria seca total (somatório da matéria seca das estruturas vegetativas e reprodutivas).

O quociente entre a matéria seca total das estruturas reprodutivas e matéria seca total da parte aérea, expresso em porcentagem, foi considerado como medida do esforço reprodutivo de cada planta. Esta medida difere daquela definida por Harper & Ogden (1970), mas ambas são comparáveis entre si, possibilitando boa avaliação do esforço reprodutivo, a exemplo do que foi obtido por Primack (1970) e Maimoni-Rodella (1987).

Para a determinação do conteúdo de nutrientes, alíquotas do eixo caulinar primário e/ou secundário seco desidratado e moído, obtidas dos grupos de plantas não atacadas e de plantas atacadas foram separadas, sendo analisados os seguintes nutrientes minerais: Nitrogênio (N), Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca), Magnésio (G), Enxofre (S), Boro (B), Cobre (Cu), Ferro (Fe); Manganês (Mn) e Zinco (Zn). Para N e B foram utilizadas alíquotas de 100 mg e 200 mg respectivamente. O restante dos nutrientes minerais foi determinado a partir de alíquota de 400 mg. O procedimento de análise laboratorial e a análise dos dados seguiram os padrões estabelecidos por Malavolta *et al.* (1997). As análises foram realizadas no Laboratório de Nutrientes Minerais, do Departamento de Solos, Faculdade de Ciências Agronômicas, UNESP, Campus de Botucatu.

6.2. Comparação da longevidade entre plantas não atacadas e atacadas

O termo longevidade neste trabalho indica o período de vida de cada planta desde os 2 cm de altura até a fase inicial de dispersão de aquênios. A comparação da longevidade entre plantas de diferentes grupos quanto à condição de ataque foi analisada por meio da Análise de Variância Não Paramétrica, utilizando-se o Teste de Kruskal-Wallis (Zar, 1996), para cada um dos fluxos de recrutamento.

Para a população da Serra do Japi, a comparação foi realizada para os quatro primeiros fluxos de recrutamento, enquanto para a população da Fazenda Lageado, consideraram-se somente os três primeiros fluxos, pois para os demais períodos não houve número suficiente de plantas para a aplicação do teste.

6.3. Análise de similaridade

A caracterização das populações, provenientes da Serra do Japi e da Fazenda Lageado, foi realizada utilizando-se os métodos multivariados de Análise de Agrupamento e de Análise de Componentes Principais (Sneath & Sokal, 1973).

A Análise de Agrupamento foi realizada com o objetivo de descrever o padrão de similaridade das plantas, com base em parâmetros biométricos obtidos em cada uma das populações de *E. valerianaefolia*. As

variáveis utilizadas foram as seguintes: 1. altura; 2. matéria seca do caule; 3. número de ramos laterais; 4. número de folhas; 5. área foliar; 6. matéria seca das folhas; 7. número de capítulos das inflorescências apicais; 8. matéria seca de capítulos das inflorescências apicais; 9. número de capítulos das inflorescências laterais; 10. matéria seca de capítulos das inflorescências laterais.

Para a análise, delimitou-se o período em que todos os grupos de plantas, quanto à condição de ataque de herbívoros, estavam representados nas populações estudadas: plantas não atacadas, plantas atacadas por *Agatomerus signatus* e de plantas atacadas por forrageadores de meristemas apicais não identificados. Sendo assim, plantas da fase inicial, de setembro a novembro de 1992, e da fase final, de abril a maio de 1993, não foram incluídas na análise. Dentro de cada grupo e em cada localidade, foram sorteadas 5 plantas, totalizando, desta forma, um conjunto composto por 30 unidades amostrais.

Análise de Componentes Principais foi realizada para verificar a capacidade discriminatória das variáveis originais no processo de formação dos agrupamentos, reduzindo o conjunto dos indicadores a duas novas variáveis não correlacionadas, isto é, aos Componentes Principais Y_1 e Y_2 . Cada componente é uma combinação linear das variáveis originais, com a capacidade de reter a maior quantidade da informação fornecida por elas (Morrison, 1967). Cada um dos indivíduos, originalmente definido por meio das dez variáveis anteriormente citadas, passa, assim, a ser definido pelos dois componentes principais,

possibilitando a sua localização em uma figura bidimensional (ordenação gráfica de cada unidade amostral usando os componentes principais Y_1 e Y_2).

Os Componentes Principais Padronizados de cada indivíduo de *E. valerianaefolia* foram calculados com base na matriz original de dados, de forma a serem centrados na origem. A Análise foi realizada usando transformações $X/X_{\text{máx}}$ e utilizando a matriz de variância e covariância entre as variáveis. A adequação da Análise de Componentes Principais foi verificada pela quantidade de informação das variáveis originais retida pelos dois componentes principais (porcentagem da variância total das dez variáveis, acumuladas pelos dois componentes) a qual deve ser, no mínimo, 75% (Curi, 1991).

A Análise de Agrupamento foi realizada com os dados transformados ($X/X_{\text{máx}}$), calculando-se a Distância Euclidiana Média entre os indivíduos de *E. valerianaefolia*, para o conjunto dos indicadores, e utilizando-se o algoritmo UPGMA (“unweighted pair group method with arithmetic average”), conforme recomendado por Rohlf (1970), sendo o resultado final da análise apresentado na forma de um dendrograma.

A utilização conjunta da Análise de Agrupamentos e da ordenação bidimensional das plantas, obtida na Análise de Componentes Principais confere maior segurança aos agrupamentos formados. Os agrupamentos representam classes dentro das quais estão localizadas unidades (plantas)

que são similares entre si, por compartilharem características semelhantes (Curi, 1991).

6.4. Relações entre o ataque dos herbívoros e o tamanho das plantas

Para esta avaliação, foram examinadas as plantas pertencentes ao ciclo de julho de 1992 a maio de 1993, estando todas elas na fase de dispersão de aquênios. Para a Serra do Japi, um total de 145 plantas foram avaliadas, sendo este total dividido em dois grupos em função da condição de ataque. Formaram-se, assim, dois grupos: plantas não atacadas, com 82 indivíduos (G_1) e plantas atacadas com 63 plantas [G_2 (atacadas por forrageadores de meristemas apicais) + G_3 (atacadas por *A. signatus*)]. Para a Fazenda Lageado, os dois grupos foram constituídos por 61 indivíduos (G_1) e 79 indivíduos ($G_2 + G_3$), perfazendo 140 indivíduos.

Para cada localidade e dentro de cada grupo, foram estabelecidas 5 classes de tamanho de plantas mensuradas através da avaliação da matéria seca das estruturas vegetativas de cada indivíduo (somatório da matéria seca das estruturas caulinares e foliares). O intervalo de variação entre as classes foi de 2 g, com exceção da última classe, na qual foram incluídas todas as plantas com mais de 8 g de matéria seca.

Foi calculada a frequência de cada classe de tamanho de planta dentro de G_1 e de $G_2 + G_3$, para a elaboração da distribuição de

freqüências relativas. Para estimar a probabilidade de ataque, calculou-se o quociente entre o número de plantas atacadas por herbívoros dentro de cada classe e o número total de plantas ocorrentes nas respectivas classes.

A associação entre o ataque de herbívoros e o tamanho das plantas, foi analisada através do Teste de X^2 . As relações entre a probabilidade de ataque e as classes de tamanho, foram determinadas por meio de Análise de Regressão.

Descrição da proporção de plantas atacadas por diferentes herbívoros foi feita por meio da contribuição percentual de plantas de cada categoria de ataque (G_2 e G_3) dentro das seguintes classes de tamanho de plantas : 0 a 4 g; 4,01 a 6 g; > 6,01 g de matéria seca.

6.5. Comparação do desempenho entre plantas atacadas e não atacadas

As variáveis empregadas nesta análise foram a matéria seca total, a matéria seca das estruturas reprodutivas e o esforço reprodutivo. As comparações entre os Grupos G_1 , G_2 e G_3 foram efetuadas por meio do Teste de Kruskal-Wallis (Zar, 1996), complementado com a análise de comparações múltiplas, para o conjunto de todas as plantas, para o conjunto de plantas com até 4 g de matéria seca e para o conjunto de plantas com mais de 4 g.

RESULTADOS

1. Descrição de *Erechtites valerianaefolia*

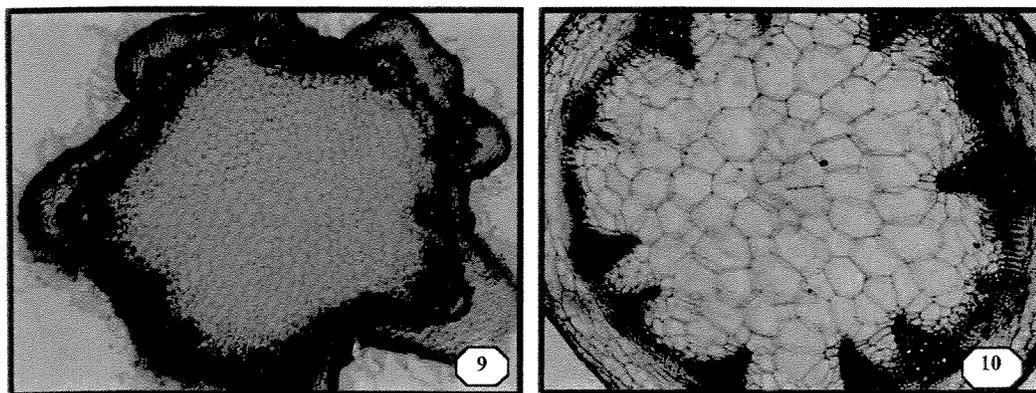
Hábito herbáceo; eixo caulinar ereto, monopodial, verde e flexível nas partes superiores e intensamente lignificado na porção basal, inteiramente fistuloso na maturidade. Número variado de ramos basais, de geotropismo negativo, fistulosos na maturidade. Sistema radicular primário fibroso, superficial, localizado até os primeiros 15 cm do solo. Folhas simples, membranáceas, alterno-espinaladas, margem com recortes em diferentes profundidades, com pecíolos de tamanhos variados, às vezes sésseis. Flores completas em capítulos curto-pedunculados reunidos em corimbos dispostos ao longo do monopódio, do tipo monocásio. Aquênios com papus filiformes brancos, caducos após dispersão. Sementes fotoblásticas positivas.

Plantas em ausência de ataque apresentam um único eixo caulinar monopodial (Figura 4). Os capítulos são todos produzidos no ápice do eixo caulinar formando um aglomerado no início da fase de florescimento (Figura 5). Capítulos em diferentes fases de florescimento e frutificação ocorrem ao longo do monopódio totalmente distendido (Figura 6). Os ramos basais são de natureza caulinar (Figuras 7 e 8).



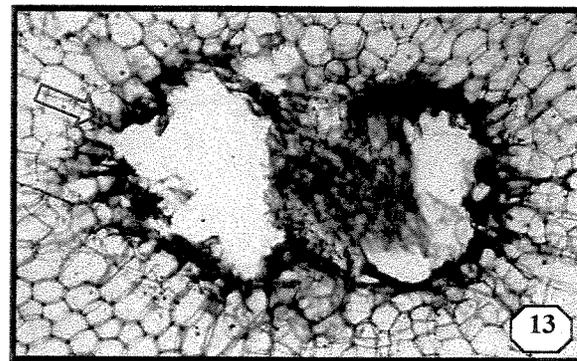
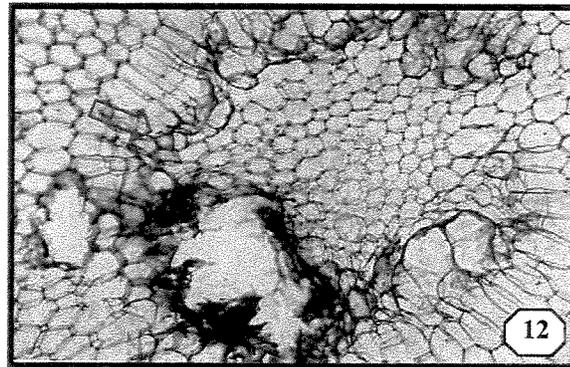
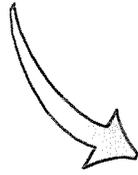
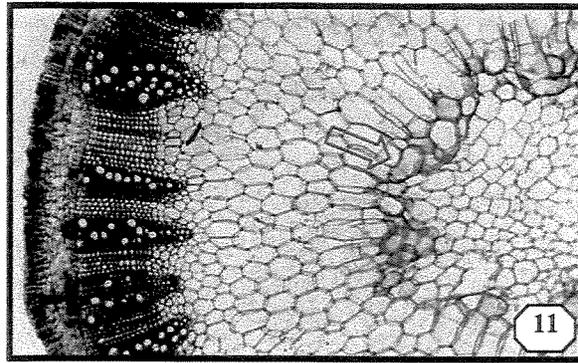
Figuras 04-08. *Erechtites valerianaefolia* em fase reprodutiva. 04. Aspecto geral da planta em ausência de ataque. 05. Capítulos da inflorescência apical em fase inicial de desenvolvimento. 06. Capítulos em dispersão. 07. Aspecto geral de ramos basais enraizados. 08. Corte transversal evidenciando a natureza caulinar dos ramos basais.

A região apical e mais jovem do eixo caulinar apresenta parede externa de contorno irregular recoberta por tricomas, e medula compacta, constituída de células parenquimáticas densamente distribuídas (Figura 9). Na regiões basais, mais velhas, o contorno é regular, parede hirsuta, e medula, menos compacta, é constituída de células parenquimáticas maiores (Figura 10).



Figuras 09-10: Corte transversal do caule monopodial de *Erechites valerianaefolia*. **09.** Região apical evidenciando contorno irregular da epiderme com tricomas e medula compacta. **10.** Região basal com contorno circular, hirsuta e medula frouxa.

O processo natural de fistulação inicia-se do centro da medula para a periferia. Conjunto de células com diferentes características surgem no início do processo: células de tamanhos e formatos irregulares com paredes espessas, que reagem mais intensamente ao corante Azul de Astra, rodeiam a região central que é constituída por células parenquimáticas menores de paredes delgadas. Todo este conjunto é circundado por uma camada de células mais longas, em divisões transversais (Figura 11). O rompimento da medula inicia-se na região subjacente às células em divisão transversal (Figuras 12 e 13) e, a partir daí, atinge toda a medula formando, ao término, um canal contínuo, no sentido longitudinal do caule.



Figuras 11-13: Corte transversal do caule em processo natural de fistulação em *Erechites valerianaefolia*. 11. Detalhe da camada concêntrica de células medulares (seta) coradas pelo Azul de Astra. 12-13. Rompimento das células na região subjacente à camada concêntrica. Notar a presença de células meristemáticas na região de rompimento (setas).

2. Fenologia de *Erechtites valerianaefolia*

O ciclo anual das populações de *E. valerianaefolia* estudadas na Serra do Japi e na Fazenda Lageado, foi de aproximadamente dez meses, iniciando no final de julho e finalizando no início de maio, em ambas as áreas. O estabelecimento de novas plantas no campo não foi sincronizado, tendo sido registrado mensalmente um número variável de novos recrutas. Em ambas as populações estudadas, registrou-se maior número de plantas jovens no início da estação de crescimento (julho, agosto, setembro) do que no final do ciclo (fevereiro a abril), até seu completo desaparecimento no último mês do ciclo anual (maio). O florescimento e a frutificação ocorreram a partir do segundo (agosto) e do terceiro mês (setembro) respectivamente, em ambas as áreas. Com exceção do primeiro e do último mês, as populações de *E. valerianaefolia* apresentaram todos os estágios de desenvolvimento (Figuras 14 – 17).

No período de estudo, a distribuição das chuvas variou muito em ambas as localidades mas, de uma forma geral, o inverno foi a época mais seca em ambas as localidades (Figuras 18 e 19)

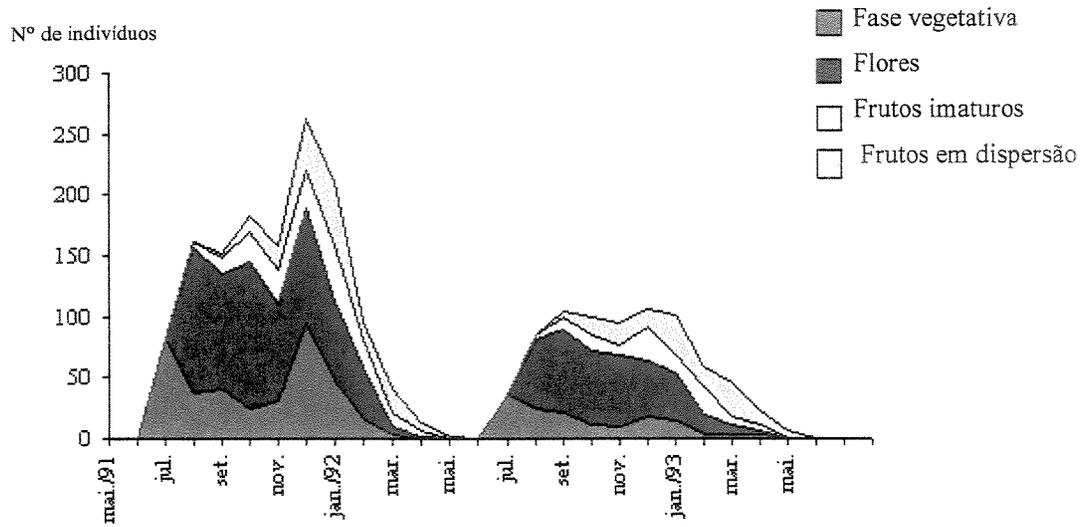


Figura 14: Variação no número de plantas de diferentes estágios de desenvolvimento. *E. valerianaefolia*, população da Serra do Japi, junho de 1991 a junho de 1993.

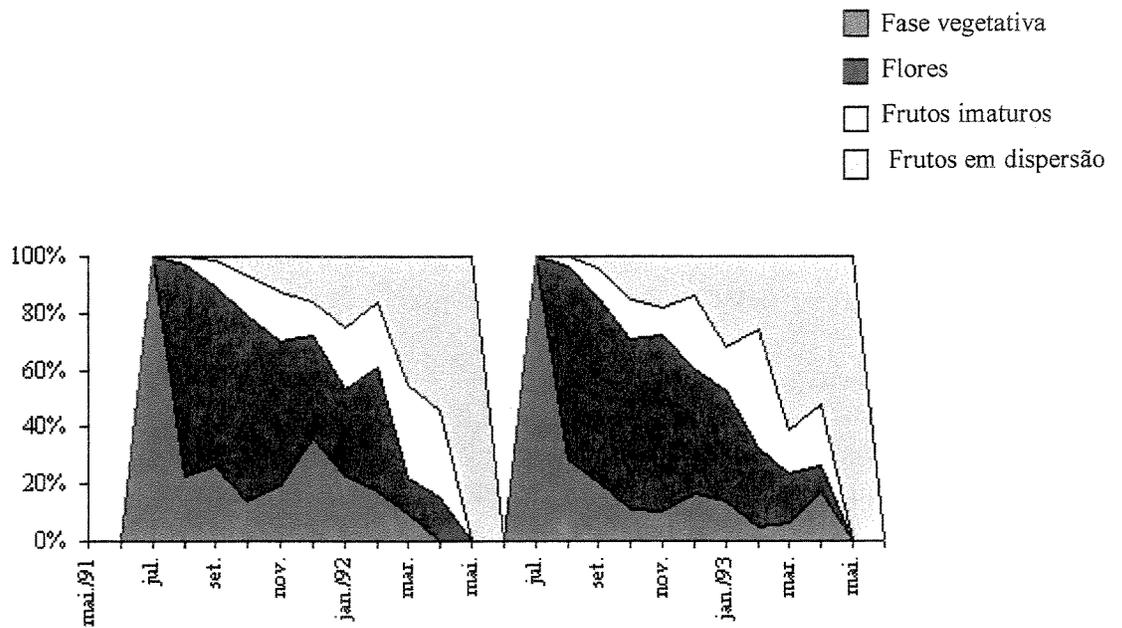


Figura 15: Variação na contribuição percentual de plantas de diferentes estágios de desenvolvimento. *E. valerianaefolia*, população da Serra do Japi, junho de 1991 a junho de 1993.

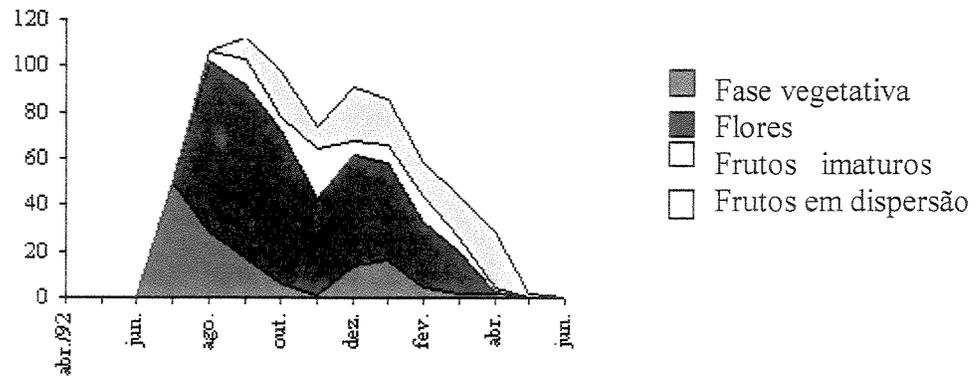


Figura 16: Variação no número de plantas de diferentes estágios de desenvolvimento. *E. valerianaefolia*, população da Fazenda Lageado, junho de 1992 a junho de 1993.

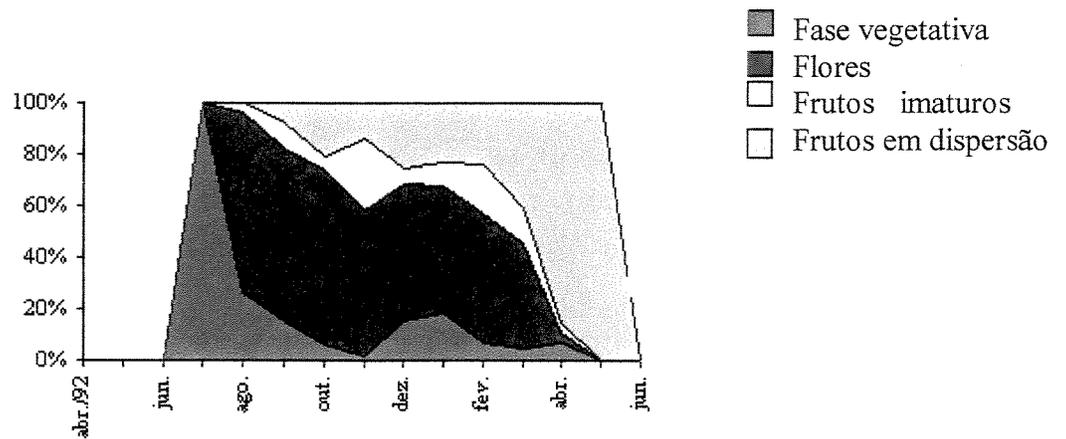


Figura 17: Variação na contribuição percentual de plantas de diferentes estágios de desenvolvimento. *E. valerianaefolia*, população da Fazenda Lageado, junho de 1992 a junho de 1993.

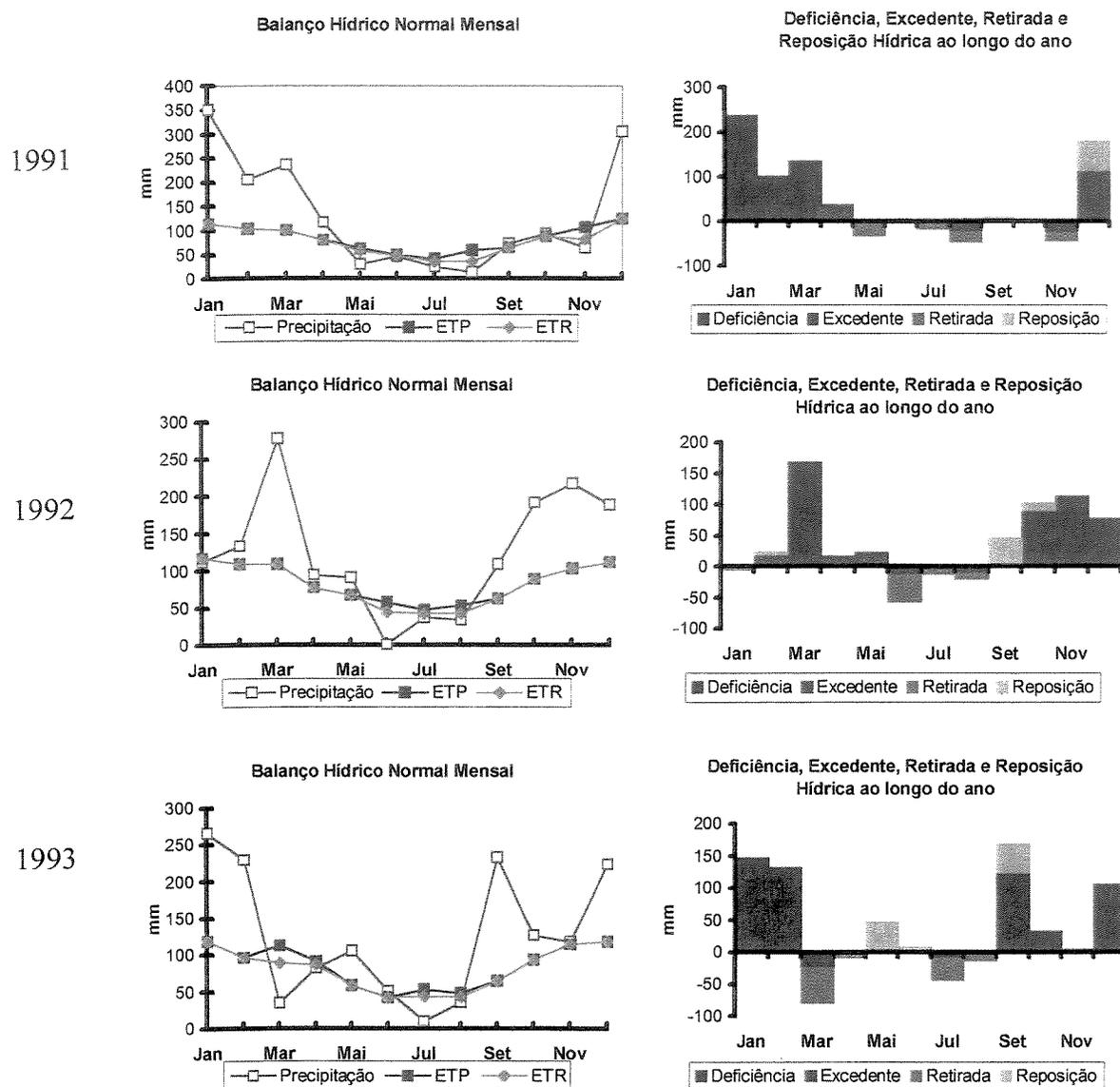


Figura 18: Balanço hídrico do município de Jundiaí, SP, no período de janeiro de 1991 a dezembro de 1993. ETP: evapotranspiração potencial; ETR: evapotranspiração realizada (Fonte: Instituto Agronômico de Campinas, SP)

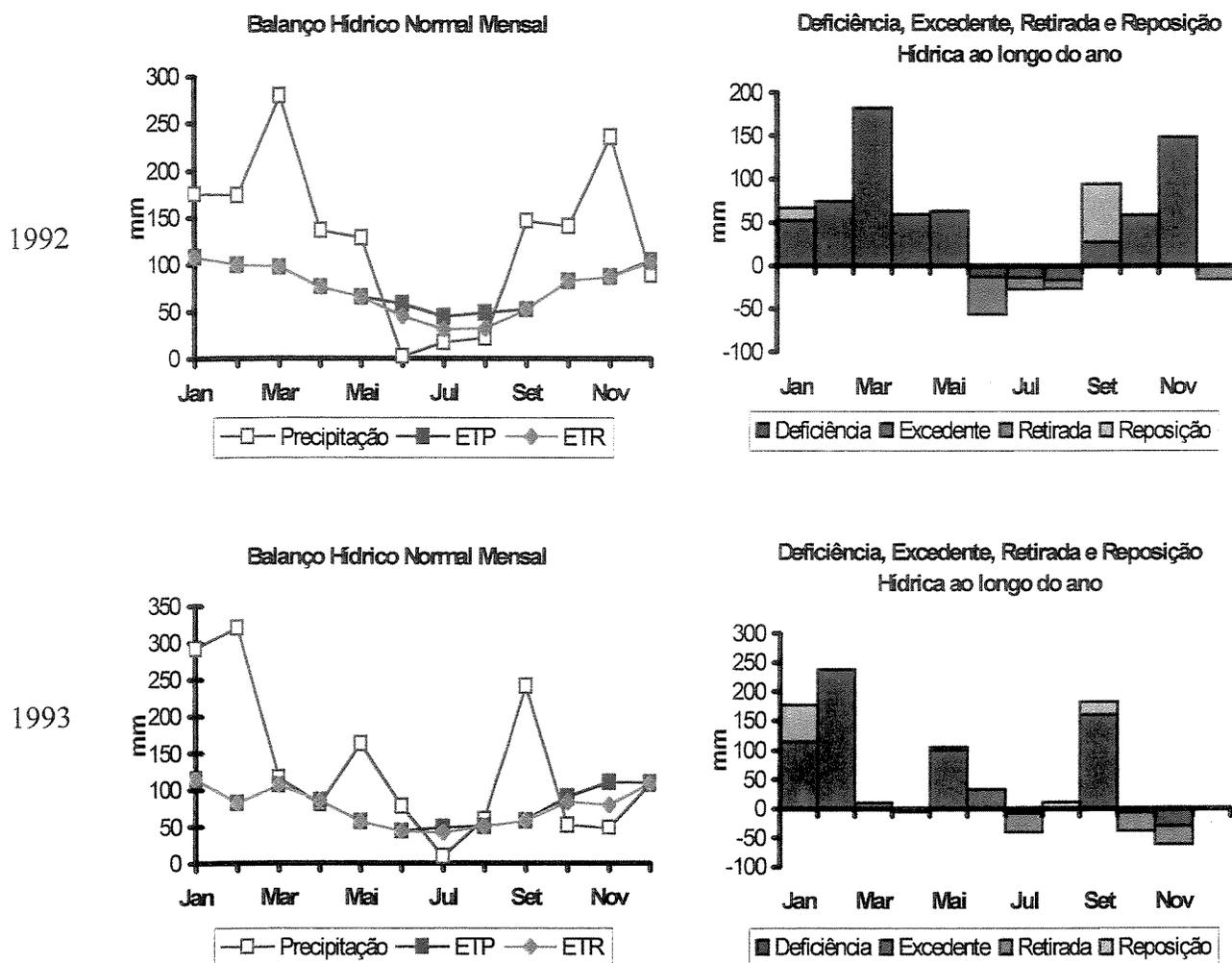


Figura 19: Balço hídrico da Fazenda Lageado, município de Botucatu, SP, no período de janeiro de 1992 a dezembro de 1993. . ETP: evapotranspiração potencial; ETR: evapotranspiração realizada (Fonte: Departamento de Ciências Ambientais, UNESP, SP)

3. Distribuição espacial das plantas

As plantas distribuíram-se mais densamente em algumas regiões da área amostrada tanto na Serra do Japi (Figura 20) quanto na Fazenda Lageado, em Botucatu (Figura 21). Na Serra do Japi, o recrutamento ocorreu inicialmente nas partes planas, sombreadas, de solo mais profundo e úmido localizada nos trechos 240-270 m e 60 e 90 m e, posteriormente, no trecho em declive e constantemente ensolarado, de solo raso, pedregoso e ressecado, situado nos primeiros 60 m. Parcelas situadas no trecho constantemente ensolarado e de acentuada declividade (90 e 220 m) não foram ocupadas por *E. valerianaefolia*. Em Botucatu, o povoamento ocorreu inicialmente na área plana e sombreada, expandindo-se depois para regiões de declividade a pleno sol.

Em ambas as populações, plantas das áreas sombreadas atingiram, de uma forma geral, fase de dispersão antes daquelas estabelecidas nas áreas ensolaradas (Figuras 22 e 23). O solo das áreas mais planas e sombreadas era mais profundo e úmido quando comparado ao solo das áreas com maior declividade e ensolaradas. Estas áreas, porém, apresentaram maiores teores de nutrientes e de matéria orgânica (Tabelas 1 e 2).

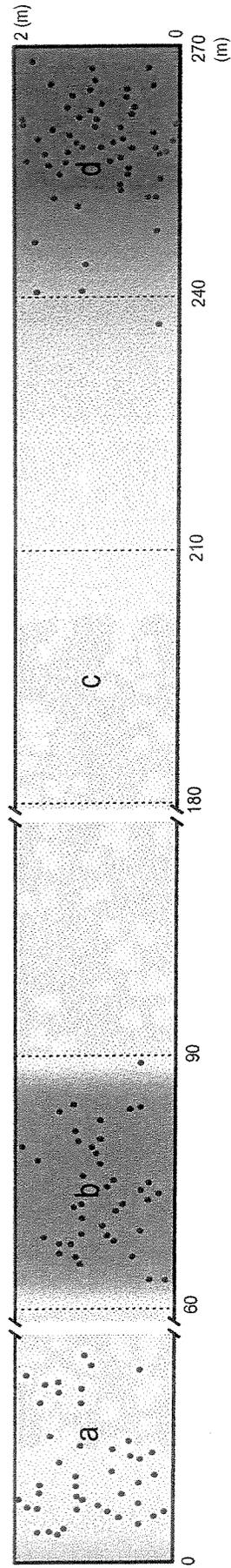


Figura 20: Distribuição espacial das plantas na população de *Erechites valerianaefolia*, na Serra do Japi, Jundiá, SP, no período de julho 1992 a maio de 1993. (a e c) áreas ensolaradas em declive; (b e d): áreas sombreadas e planas.

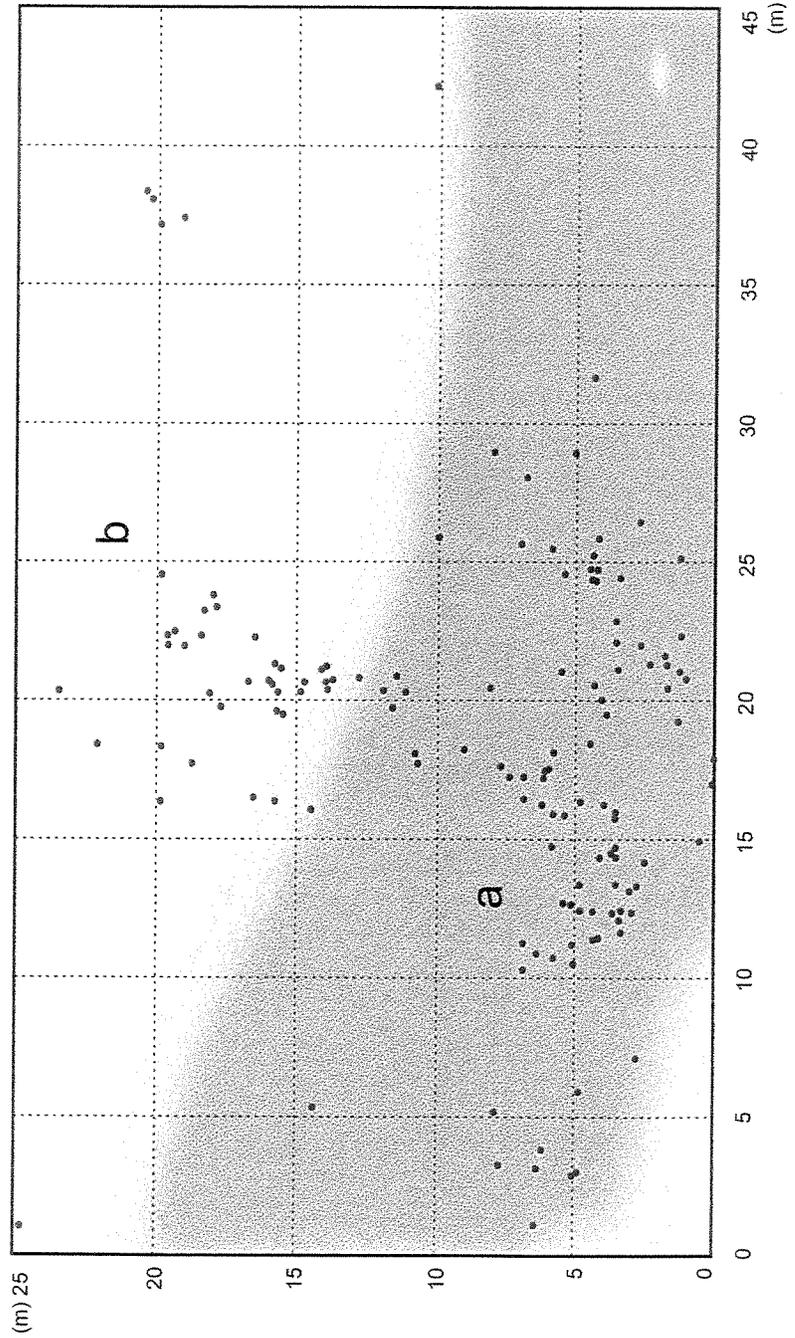


Figura 21: Distribuição espacial das plantas na população de *Erechites valerianaefolia*, na Fazenda Lageado, Botucatu, SP, no período de setembro de 1992 a maio de 1993. (a e c) áreas ensolaradas em declive; (b e d): áreas sombreadas e planas.



Figura 22: Mapeamento mês a mês de plantas dispersando sementes (pontos vermelhos) na população de *Erechites valerianaefolia*, na Serra do Japi, Jundiá, SP, no período de setembro de 1992 a maio de 1993. Observar que na primeira metade do ciclo, as plantas dispersando sementes ocorrem em áreas sombreadas e planas e, posteriormente em áreas ensolaradas e em declive.

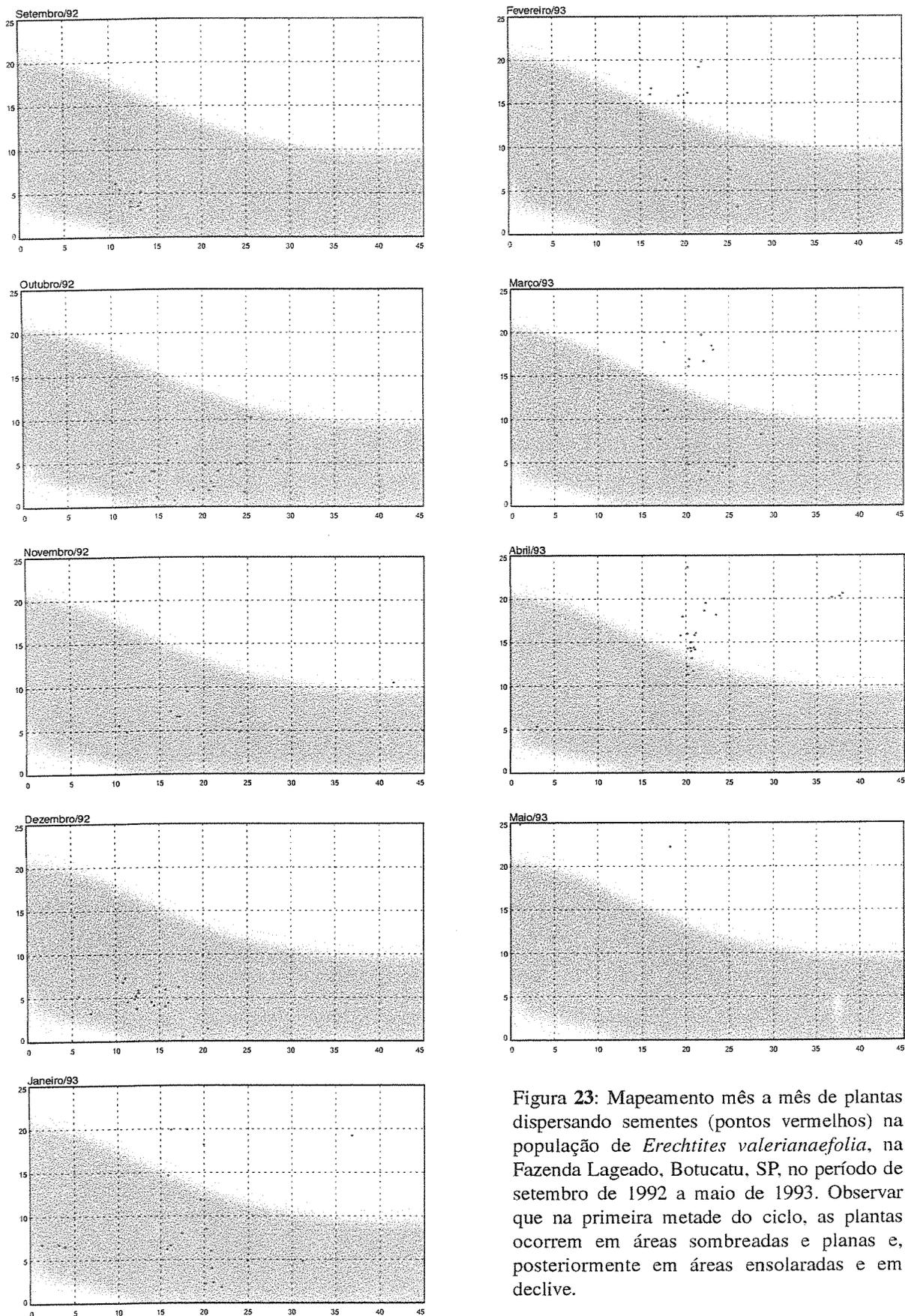


Figura 23: Mapeamento mês a mês de plantas dispersando sementes (pontos vermelhos) na população de *Erechites valerianaefolia*, na Fazenda Lageado, Botucatu, SP, no período de setembro de 1992 a maio de 1993. Observar que na primeira metade do ciclo, as plantas ocorrem em áreas sombreadas e planas e, posteriormente em áreas ensolaradas e em declive.

Tabela 1: Características do solo e teor de macronutrientes da área de ocorrência da população de *Erechites valerianaefolia*, nos municípios de Jundiá (Serra do Japi) e de Botucatu (Fazenda Lageado), estado de São Paulo, em áreas planas e sombreadas (1) e em áreas de declive, ensolarada (2)

| Amostras | pH CaCl ₂ | M.O. g/dm ³ | P _{resina} mg/dm ³ | H+Al * | K * | Ca * | Mg * | SB * | CTC * | V % | Al * |
|-----------------------------|-------------------------|---------------------------|---|-----------|--------|---------|---------|---------|----------|--------|---------|
| Japi₁ | 4,7 | 22 | 4 | 38 | 0,7 | 15 | 2 | 18 | 56 | 33 | 13 |
| Japi₂ | 4,7 | 28 | 7 | 34 | 2,1 | 20 | 5 | 27 | 61 | 44 | 2 |
| Botucatu₁ | 4,3 | 13 | 3 | 42 | 1,2 | 7 | 2 | 10 | 53 | 19 | 5 |
| Botucatu₂ | 5,1 | 24 | 12 | 34 | 1 | 33 | 8 | 42 | 77 | 55 | 2 |

SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca catiônica; V%: porcentagem de saturação por bases

Tabela 2: Teor de micronutrientes no solo da área de ocorrência da população de *Erechites valerianaefolia*, nos municípios de Jundiá (Serra do Japi) e de Botucatu (Fazenda Lageado), estado de São Paulo, em áreas planas e sombreadas (1) e áreas de declive, ensolarada (2)

| Amostras | Boro mg/dm ³ | Cobre mg/dm ³ | Ferro mg/dm ³ | Manganês Mg/dm ³ | Zinco mg/dm ³ |
|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|--------------------------------|-----------------------------|
| Japi₁ | 0,10 | 0,7 | 77 | 10,1 | 3,6 |
| Japi₂ | 0,22 | 1,2 | 121 | 23,4 | 4,1 |
| Botucatu₁ | 0,12 | 3,9 | 36 | 3,0 | 0,3 |
| Botucatu₂ | 0,14 | 5,3 | 50 | 12,0 | 1,7 |

4. Variação do tamanho das plantas

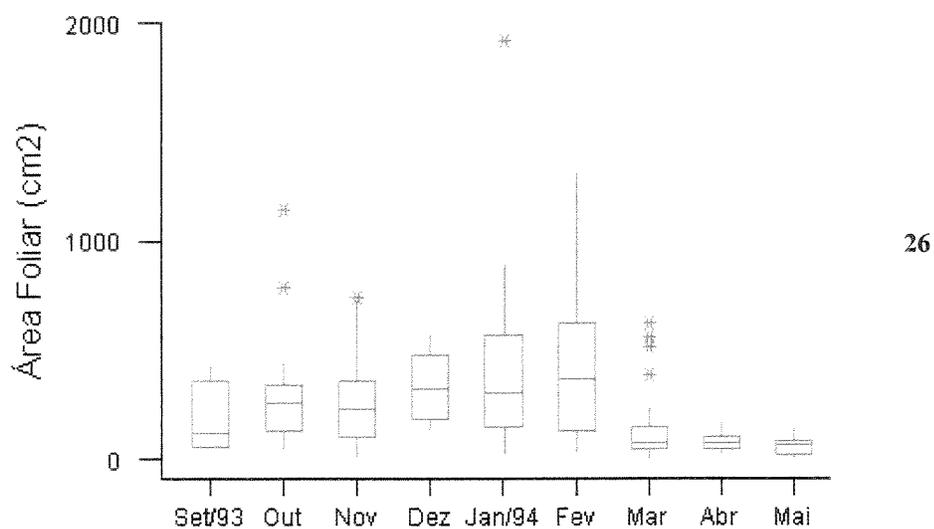
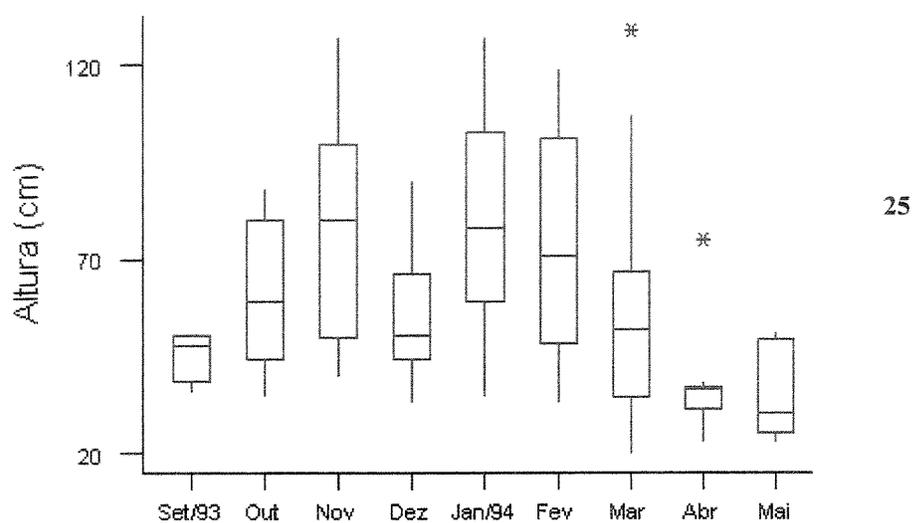
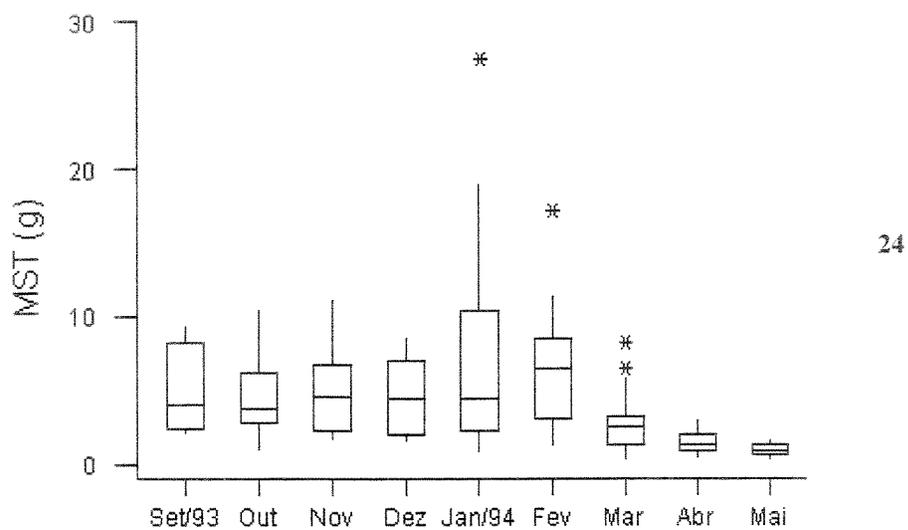
Houve variação no tamanho das plantas adultas (altura, matéria seca total, área foliar) durante o ciclo anual de *E. valerianaefolia*, sendo que no verão predominaram plantas mais robustas; nos períodos iniciais e principalmente finais do ciclo predominaram, em ambas as localidades, plantas menores (Figuras 24 - 29). Plantas maiores localizaram-se predominantemente nas áreas planas e sombreadas das parcelas, em ambas as localidades.

5. Herbívoros

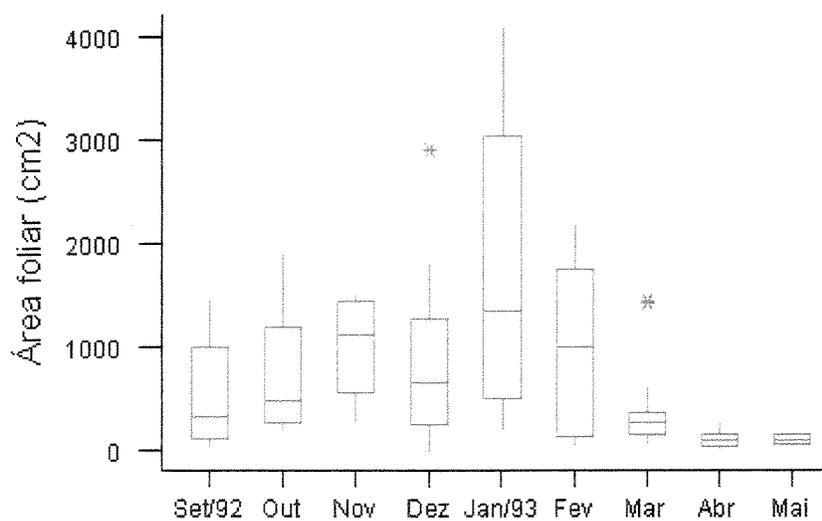
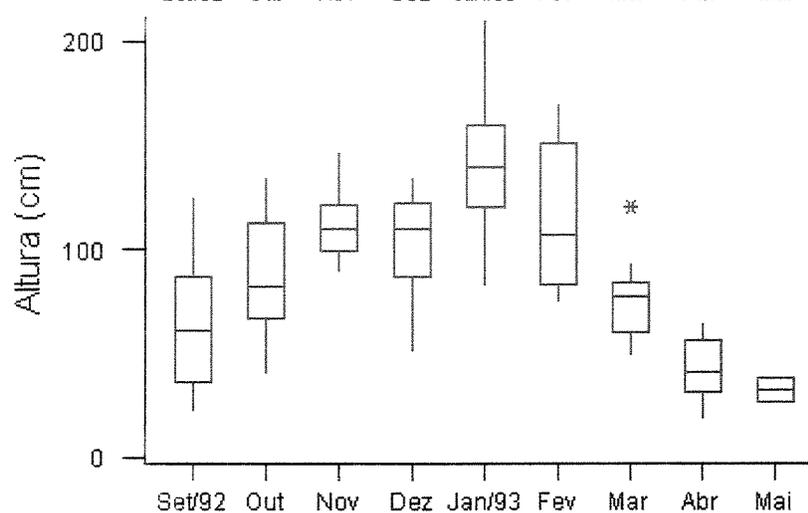
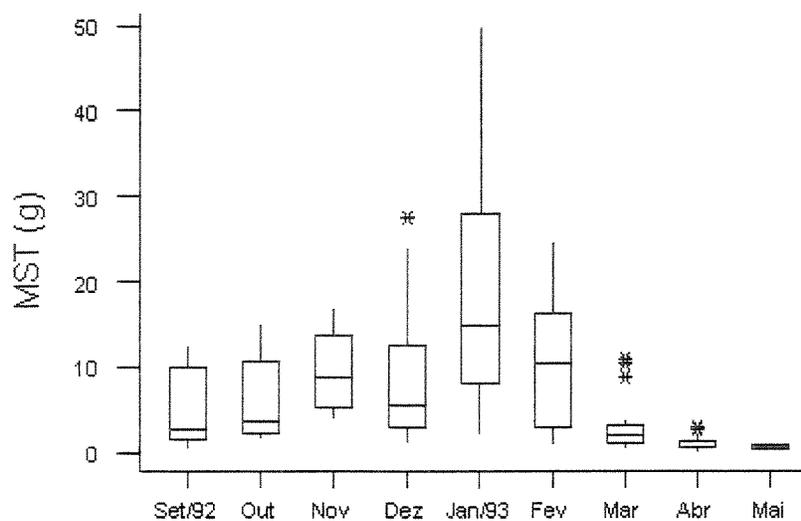
Os herbívoros observados foram besouros da espécie *Agatomerus signatus* Klug, 1824 (Megalopodinae, Chrysomelidae) (Figuras 30-32) e um outro grupo forrageador de meristemas apicais, não observado diretamente.

Adultos de *A. signatus* ocorreram do final de novembro até março (Figura 33) exclusivamente em plantas na fase reprodutiva, comendo tecidos do pecíolo e/ou, preferencialmente, eixo floral, até a completa remoção (Figuras 34-37). Plantas que perderam o eixo reprodutivo em desenvolvimento reiteraram ramos reprodutivos (Figuras 38 - 39).

Os besouros atacavam o pecíolo da última folha produzida pela planta, completamente expandida, situada imediatamente abaixo do ápice do eixo caulinar. As plantas com besouro neste sítio de alimentação encontravam-se sempre na fase



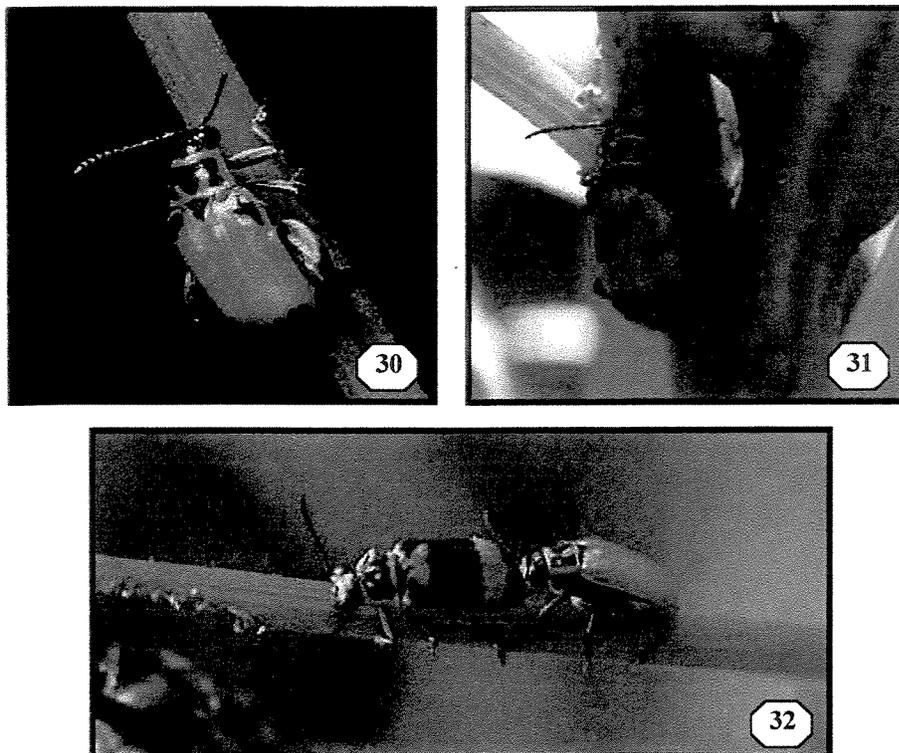
Figuras 24-26: Variação mensal do tamanho das plantas na fase de dispersão em uma população de *Erechtites valerianaefolia*, da Serra do Japi, Jundiá, SP, no período de setembro de 1992 a maio de 1993. 24: matéria seca total (g). 25: altura (cm). 26: área foliar (cm²). *: outlier



Figuras 27-29: Variação mensal do tamanho das plantas na fase de dispersão em uma população de *Erechites valerianaefolia*, da Fazenda Lageado, Botucatu, SP, no período de setembro de 1992 a maio de 1993. 27: matéria seca total (g); 28: altura (cm). 29: área foliar (cm²).*: outlier

inicial de reprodução com os capítulos aglomerados em torno do ápice. Mais tarde, com o monopódio já distendido, os besouros migravam para o eixo da inflorescência no qual se alimentavam. Em ambos os sítios de alimentação, os megalopodíneos permaneciam solitários durante muito tempo. Monitorização de três besouros adultos mostrou que um mesmo indivíduo pode permanecer por mais de dois meses numa mesma planta. No início do verão os besouros se agrupavam, geralmente aos pares, nas mesmas plantas hospedeiras. Nenhum besouro foi registrado em *E. valerianaefolia* do outono até meados da primavera. O ciclo reiniciou na primavera seguinte com surgimento de besouros adultos com aparência de indivíduos recém-emergidos: asas tenras, umedecidas e de colorido róseo esmaecido e corpo afunilado. Cerca de 7 dias após a emergência, a quitinização e a definição do colorido das asas e a robustez do corpo eram notáveis. A população adulta de *A. signatus* foi maior durante o verão em ambas as localidades (Figuras 40 e 41).

Larvas brocadoras de *A. signatus* ocorreram, nas mesmas plantas atacadas pelos adultos, durante todo o verão (Figura 33) no interior do caule, locomovendo-se sempre em direção ao solo. As larvas ocupavam o interior dos túneis escavados nos ramos secundários e/ou terciários, alimentando-se de tecidos ricos em amido. Células contendo amido ocorreram exclusivamente na medula dos ramos atacados contornando o túnel de larvas (Figuras 42 e 43). Em muitas plantas, a chegada das larvas brocadoras ao eixo caulinar principal coincidiu com a fase final de fistulação do mesmo. Orifícios na base do caule sugerem que as larvas saem das plantas perfurando esta região.



Figuras 30-32: *Agatomerus signatus*: diferentes padrões de coloração em indivíduos adultos

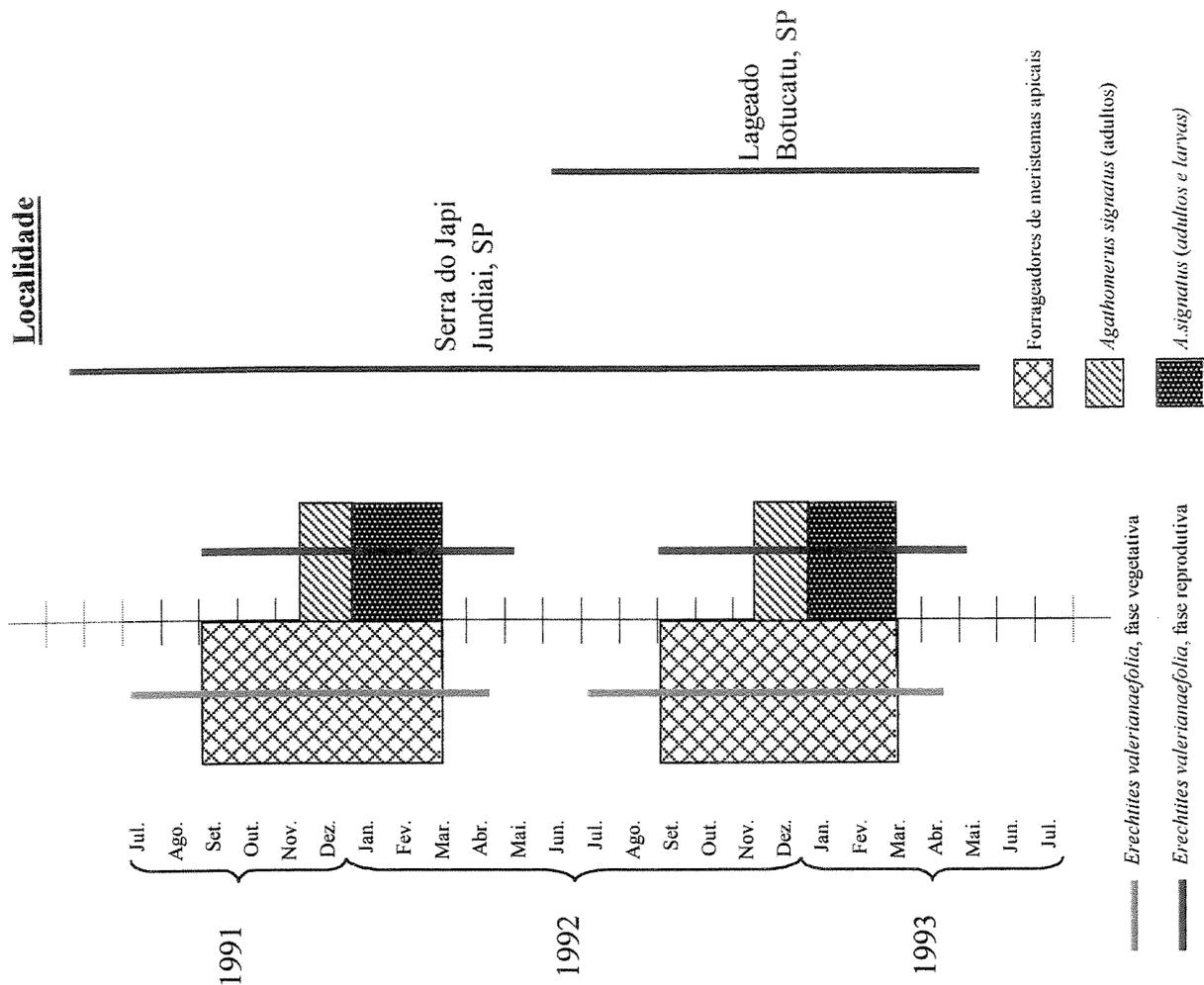
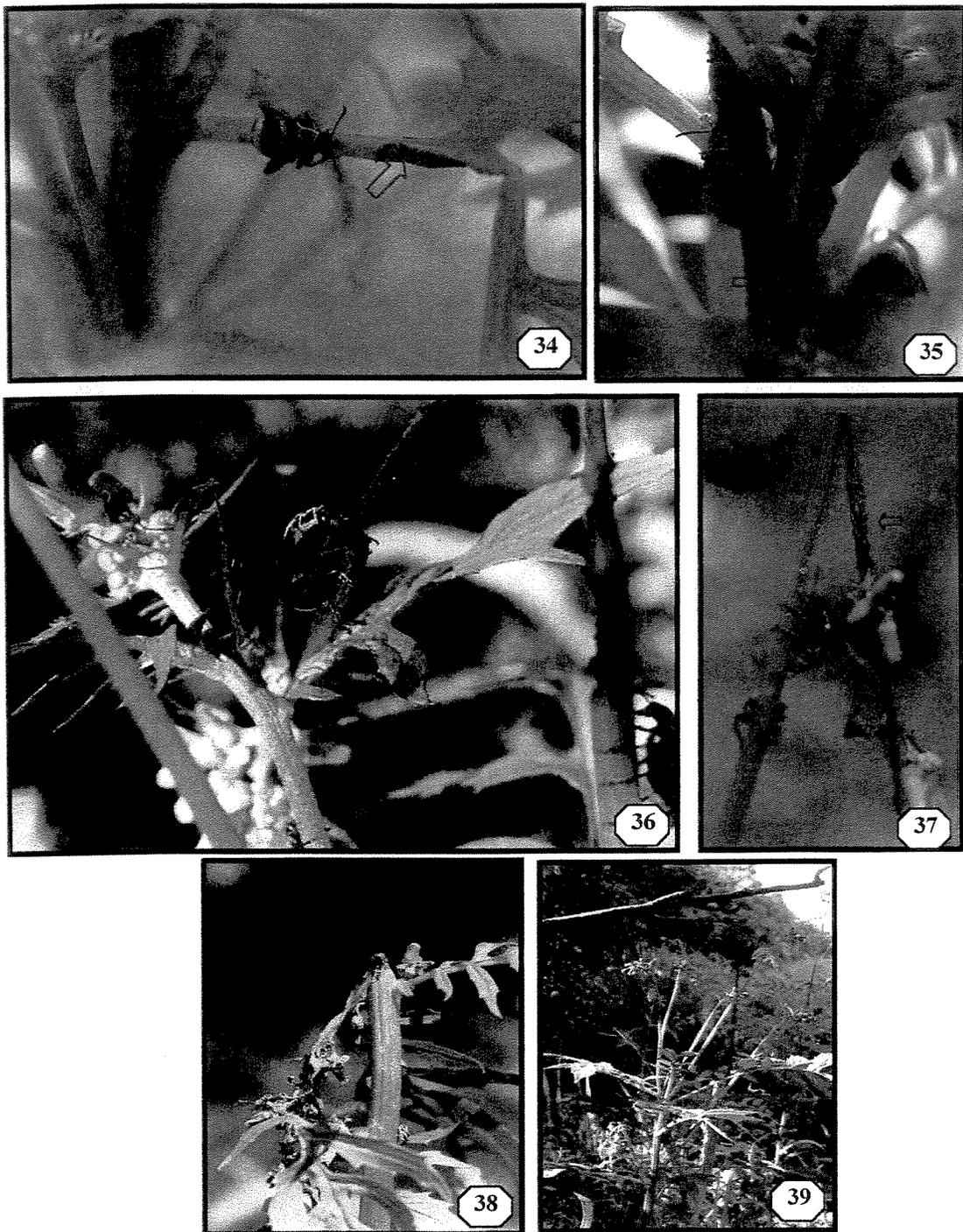


Figura 33: Período de ocorrência de forrageadores de meristemas apicais e de *Agathomerus signatus* em *Erechthites valerianaefolia*, na Serra do Japi, Jundiá, e na Fazenda Lageado, Botucatu, SP, entre julho de 1991 e julho de 1993.



Figuras 34-39: *Agatomerus signatus* em atividade de forrageamento em *Erechites valerianaefolia*. 34-35: ataque ao pecíolo. Notar a aparência da estrutura com tecidos já removidos pelo besouro (setas); 36-37: ataque ao eixo reprodutivo. Observar o mesmo padrão de remoção de tecidos (setas). 38: aspecto do eixo reprodutivo totalmente destruído. 39: reiteração de ramos reprodutivos laterais após destruição do eixo apical produzindo um novo padrão arquitetural.

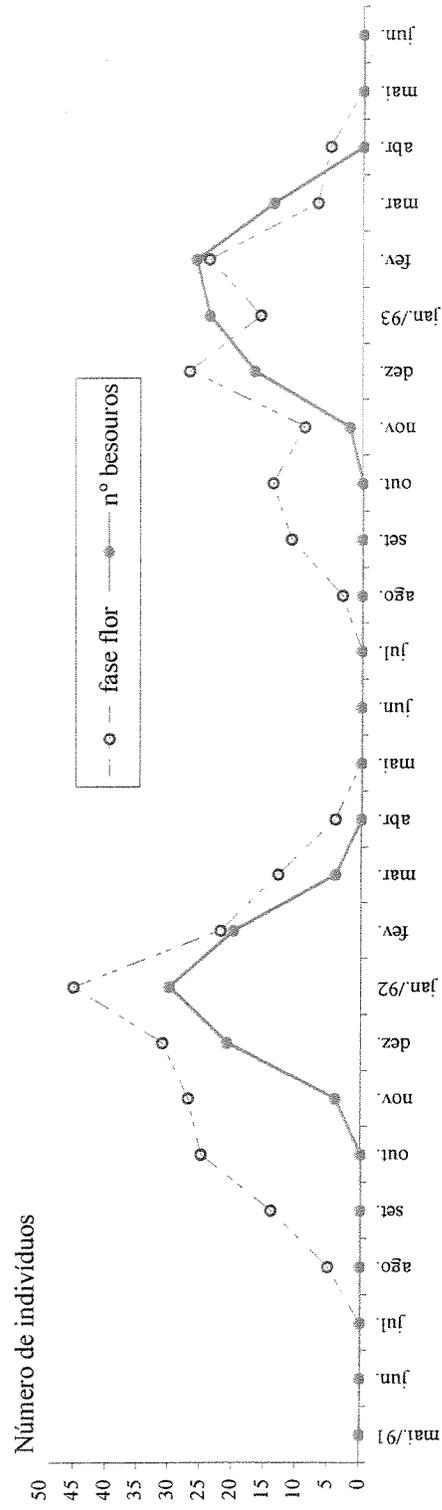


Figura 40: Número de besouros adultos de *Agatomerus signatus* em *Erechites valerianaefolia*, Serra do Japi, Jundiá, SP, no período de maio de 1991 a julho de 1993.

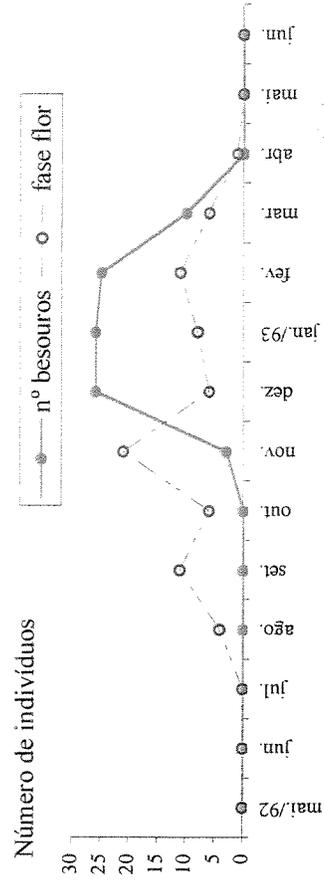
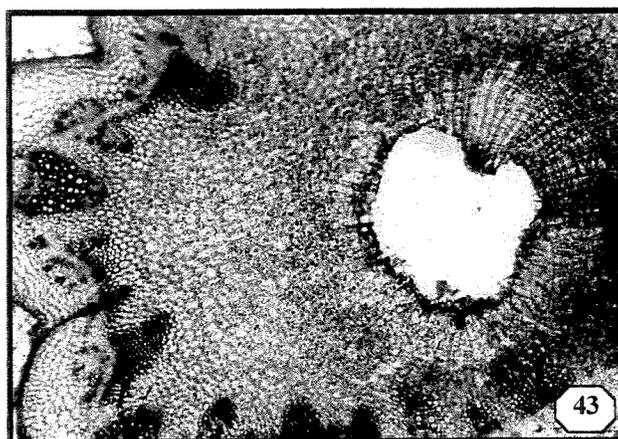
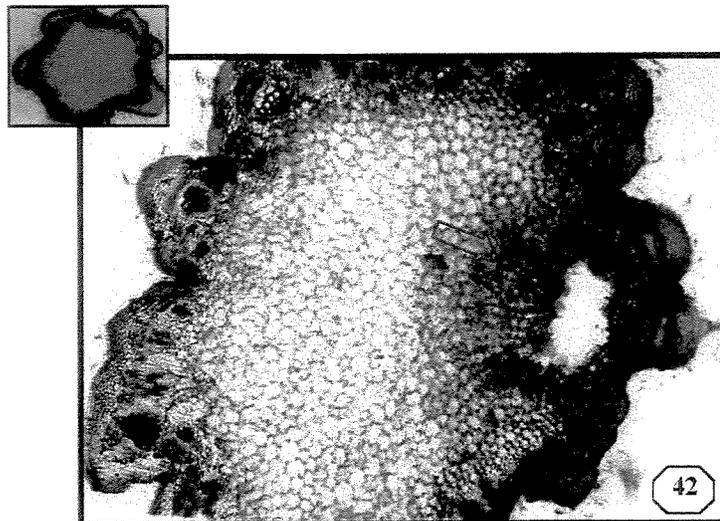


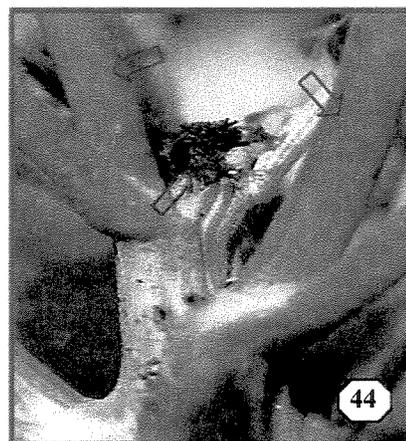
Figura 41: Número de besouros adultos de *Agatomerus signatus* em *Erechites valerianaefolia*, Fazenda Lageado, Botucatu, SP,



Figuras 42-43: Corte transversal de ramos reiterados de *Erechites valerianaefolia* atacados por larvas brocadoras de *Agatomerus signatus* (larvas removidas). 42: túnel de larva de localização periférica, próximo ao ápice, circundado por células com conteúdo rico em amido (seta). No detalhe, corte de caule sem ataque e sem células ricas em amido. 43: túnel de larva em região mais distante do ápice mostrando a distribuição das células de amido por toda a medula (seta)

Forrageadores de meristemas apicais atacaram plantas no estágio vegetativo destruindo totalmente a região atacada. A presença de uma massa amorfa enegrecida e ressecada (Figura 44) foi a evidência do ataque destes herbívoros que ocorreu de setembro a março, em ambas as localidades (vide Figura 33).

Figura 44: Vestígio de ataque de forrageadores de meristemas apicais em *Erechtites valerianaefolia* (seta vermelha). Notar o desenvolvimento de ramos reiterados (setas azuis).



6. Avaliação da herbivoria e do desempenho das plantas

6.1.. Efeitos do ataque dos herbívoros sobre a arquitetura das plantas.

Plantas atacadas apresentaram mudanças evidentes no padrão de ramificação. Os indivíduos atacados por forrageadores de meristemas apicais reiteraram invariavelmente módulos de natureza vegetativa, enquanto os atacados por *A. signantus* produziram sempre módulos reprodutivos.

No grupo de plantas atacadas pelos forrageadores de meristemas houve produção de ramos secundários e/ou terciários que geraram quatro tipos

arquiteturais diferentes (Tabela 3). Em plantas atacadas por megalopodíneos, três tipos arquiteturais foram observados (Tabela 3). No total, portanto, observaram-se 6 variantes arquiteturais. Apenas um dos tipos foi comum a ambos os grupos de plantas atacadas. A ocorrência ou não de ataques recorrentes influenciou o padrão arquitetural das plantas atacadas por ambos os herbívoros (Figura 45).

6.2. Longevidade das plantas

A longevidade das plantas variou de um mês e meio até sete meses. Nos períodos iniciais e principalmente finais do ciclo anual verificaram-se plantas com menor longevidade.

A longevidade das plantas atacadas por *A.signatus* (G_3), na Serra do Japi, foi maior e diferiu significativamente das demais condições, para os fluxos provenientes de julho e agosto. Não houve diferença significativa entre as condições G_1 e G_2 em todos os períodos analisados (Tabela 4).

Para as plantas de Botucatu (Tabela 5), G_3 diferiu significativamente das demais condições, as quais não diferiram entre si, no conjunto das plantas emergidas em julho. Para os demais fluxos de germinação, não houve diferença significativa entre as três condições.

Tabela 3: Principais mudanças na ramificação observadas em plantas de *Erechtites valerianaefolia* atacadas por herbívoros, na Serra do Japi, Jundiá, e na Fazenda Lageado, Botucatu, SP.

| Arquitetura da ramificação após ataque | Classificação |
|---|---------------|
| <ul style="list-style-type: none"> Plantas com eixo caulinar principal simpodial curto e ramos laterais monopodiais longos do tipo monocásio, com corimbos de capítulos terminais e laterais | Tipo 1 |
| <ul style="list-style-type: none"> Plantas com o eixo caulinar principal simpodial curto; ramo secundário simpodial curto; ramos terciários monopodiais longos do tipo monocásio, com corimbos de capítulos terminais e laterais | Tipo 2 |
| <ul style="list-style-type: none"> Plantas com o eixo caulinar principal simpodial curto; ramos secundários simpodiais longos; ramos terciários monopodiais curtos do tipo monocásio, com corimbos de capítulos terminais e laterais | Tipo 3 |
| <ul style="list-style-type: none"> Plantas com o eixo caulinar principal simpodial longo e ramos secundários longos produzidos de últimos entre-nós muito curtos semelhantes a um pleiocásio, com corimbos de capítulos terminais e laterais | Tipo 4 |
| <ul style="list-style-type: none"> Plantas com o eixo caulinar principal simpodial longo e ramos secundários longos, do tipo monocásio, produzidos de entre-nós longos, com corimbos de capítulos terminais e laterais | Tipo 5 |
| <ul style="list-style-type: none"> Plantas com eixo caulinar simpodial longo e ramos secundários monopodiais longos na porção superior do eixo e curtos na base, do tipo monocásio, com corimbos de capítulos terminais e laterais | Tipo 6 |

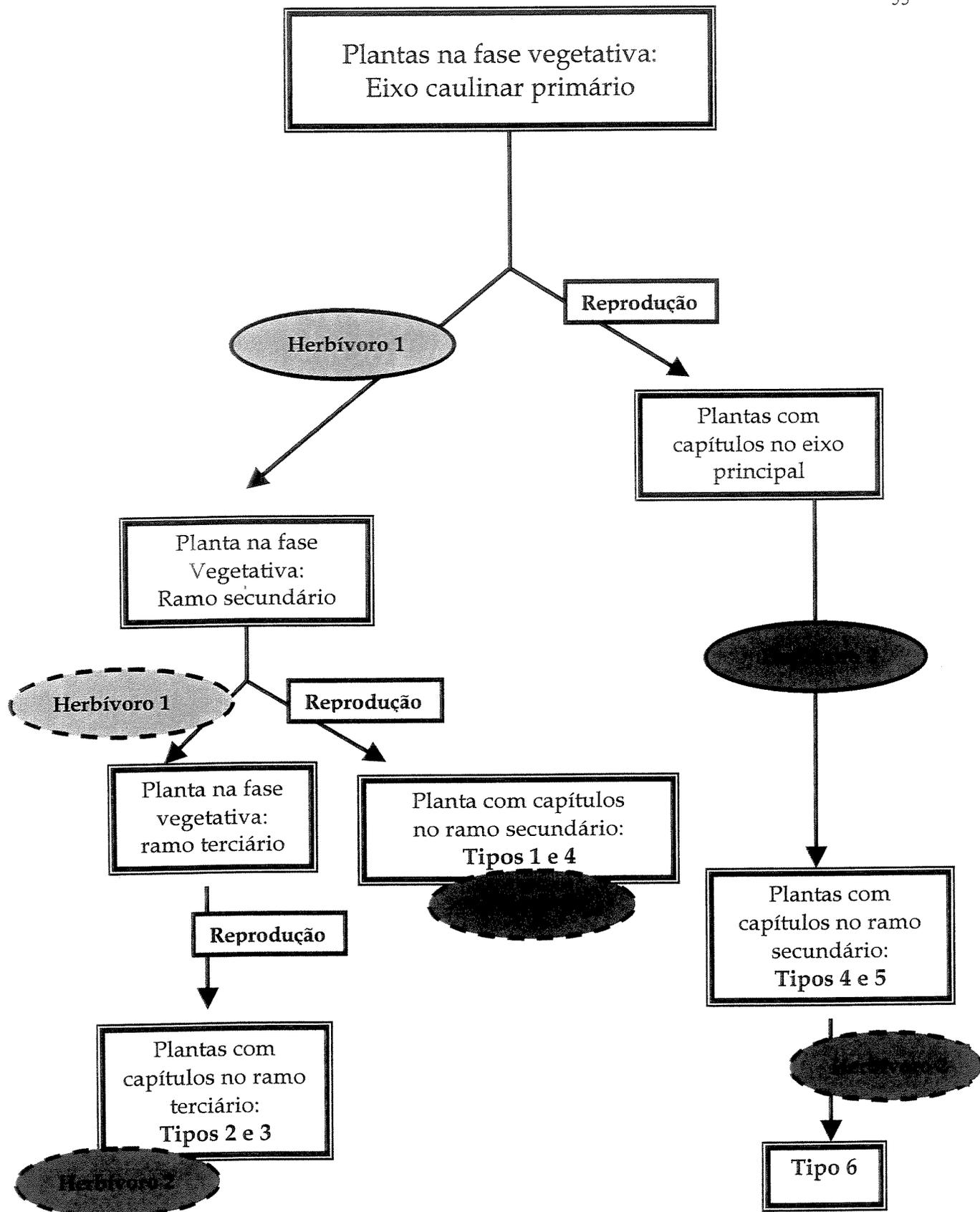


Figura 45: Sistema biológico composto por *Erectites valerianaefolia*, forrageadores de regiões meristemáticas (Herbívoro 1) e *Agatomerus signatus* (Herbívoro 2), indicando as interações entre os organismos em diferentes momentos do desenvolvimento vegetal e os efeitos dos herbívoros sobre a arquitetura das plantas atacadas. As linhas tracejadas indicam possibilidades de ataques recorrentes não obrigatórias numa mesma planta hospedeira.

Tabela 4: Comparação das medianas do número de dias relativos à duração do ciclo de vida de plantas de *Erechtites valerianaefolia*, segundo condição de ataque e época de estabelecimento, na Serra do Japi, Jundiá, SP

| Condição | Época de emergência (1992) | | | |
|-------------------------|----------------------------|------------------|------------------|------------------|
| | julho | agosto | setembro | outubro |
| Sem Ataque (G1) | 85 ^{a*} | 90 ^a | 120 ^a | 105 ^a |
| Herbívoro 1 (G2) | 115 ^a | 105 ^a | 120 ^a | 90 ^a |
| Herbívoro 2 (G3) | 175 ^b | 165 ^b | .. | .. |

*: Para cada época, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p>0,05$), em relação à duração do ciclo de vida segundo teste de Kruskall-Wallis.

..: número de ocorrências insuficiente para a análise

Tabela 5: Comparação das medianas do número de dias relativos à duração do ciclo de vida de plantas de *Erechtites valerianaefolia*, segundo condição de ataque e época de estabelecimento, na Fazenda Lageado, Botucatu, SP.

| Condição | Época de emergência (1992) | | |
|-------------------------|----------------------------|------------------|------------------|
| | julho | agosto | setembro |
| Sem Ataque (G1) | 85 ^{a*} | 135 ^a | 105 ^a |
| Herbívoro 1 (G2) | 85 ^a | 120 ^a | 165 ^a |
| Herbívoro 2 (G3) | 145 ^b | 165 ^a | 135 ^a |

*: Para cada época, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p>0,05$), em relação à duração do ciclo de vida segundo teste de Kruskall-Wallis.

6.3. Conteúdo de nutrientes

Os teores dos macro e dos micronutrientes das plantas analisadas apresentaram-se, de uma forma geral, dentro do padrão adotado (Tabela 6). O único elemento que ultrapassou, em ambos os grupos e em ambas as localidades, o limite superior do padrão, foi Boro, sendo maior em plantas atacadas ($G_2 + G_3$) do que em plantas sem ataque (G_1).

6.4. Similaridade entre as plantas atacadas e não atacadas

Oito grupos de plantas foram definidos com base no dendrograma resultante da Análise de Agrupamento para o conjunto de dez variáveis referentes às estruturas vegetativas e reprodutivas (Figura 46).

Grupo 1: quatro plantas do Japi e uma planta de Botucatu não atacadas

Grupo 2: três plantas do Japi e uma de Botucatu, atacadas por forrageadores de meristema.

Grupo 3: quatro plantas não atacadas de Botucatu.

Grupo 4: duas plantas atacadas por forrageadores de meristemas e quatro plantas atacadas por *A. signatus*, da Serra do Japi e uma planta atacada por forrageadores de meristema de Botucatu.

Grupo 5: duas plantas de Botucatu atacadas por forrageadores de meristemas e, duas de Botucatu e uma do Japi, atacadas por *A. signatus*.

Grupo 6: uma planta não atacada do Japi

Grupo 7: duas plantas de Botucatu, atacadas por *A. signatus*

Grupo 8: uma planta de Botucatu, atacada por *A. signatus*.

Grupos constituídos exclusivamente ou predominantemente por plantas com as mesmas condições de ataque, mostraram, no conjunto, maior similaridade entre si, formando agrupamentos que se separaram nitidamente dos demais, como ocorreu com os Grupos 1, 2 e 3. Os Grupos 6, 7 e 8 apresentaram os menores níveis de similaridade, contendo um ou dois indivíduos que se posicionaram no dendrograma isolados dos demais. Os grupos 4 e 5 apresentaram níveis variados de similaridade interna, formando um agrupamento mesclado de plantas atacadas por diferentes agentes.

Com relação às procedências, as populações tenderam a se agrupar, de uma maneira geral, de acordo com o local de origem.

Tabela 6: Teor de principais nutrientes contidos nas estruturas caulinares de *Erechtites valerianaeifolia*, em fase reprodutiva, nos municípios de Jundiá (Serra do Japi) e de Botucatu (Fazenda Lageado), estado de São Paulo, em plantas não atacadas (G₁) e em plantas atacadas (G₂ + G₃).

| Amostras | N g/Kg | P g/Kg | K g/Kg | Ca g/Kg | Mg g/Kg | S g/Kg | B ppm | Cu ppm | Fe ppm | Mn ppm | Zn ppm |
|---|-----------|-----------|-----------|------------|------------|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Japi (G ₁) | 18 | 2,5 | 29 | 13 | 3,3 | 3,7 | 226 | 12 | 186 | 166 | 74 |
| Japi (G ₂ + G ₃). | 18 | 2,2 | 33 | 12 | 2,8 | 3,0 | 168 | 16 | 245 | 183 | 83 |
| Lageado (G ₁) | 26 | 4,3 | 40 | 14 | 3,6 | 2,7 | 191 | 18 | 198 | 215 | 34 |
| Lageado (G ₂ + G ₃) | 22 | 3,0 | 36 | 13 | 2,4 | 2,7 | 103 | 14 | 198 | 190 | 26 |
| Padrão | LI* | 20 | 15 | 10 | 2,0 | 1,0 | 20 | 3 | 100 | 30 | 25 |
| | LS** | 40 | 3 | 30 | 25 | 5,0 | 70 | 10 | 500 | 100 | 70 |

*: Limite inferior **: Limite superior (segundo padrão estabelecido por Malavolta *et al.*, 1997)

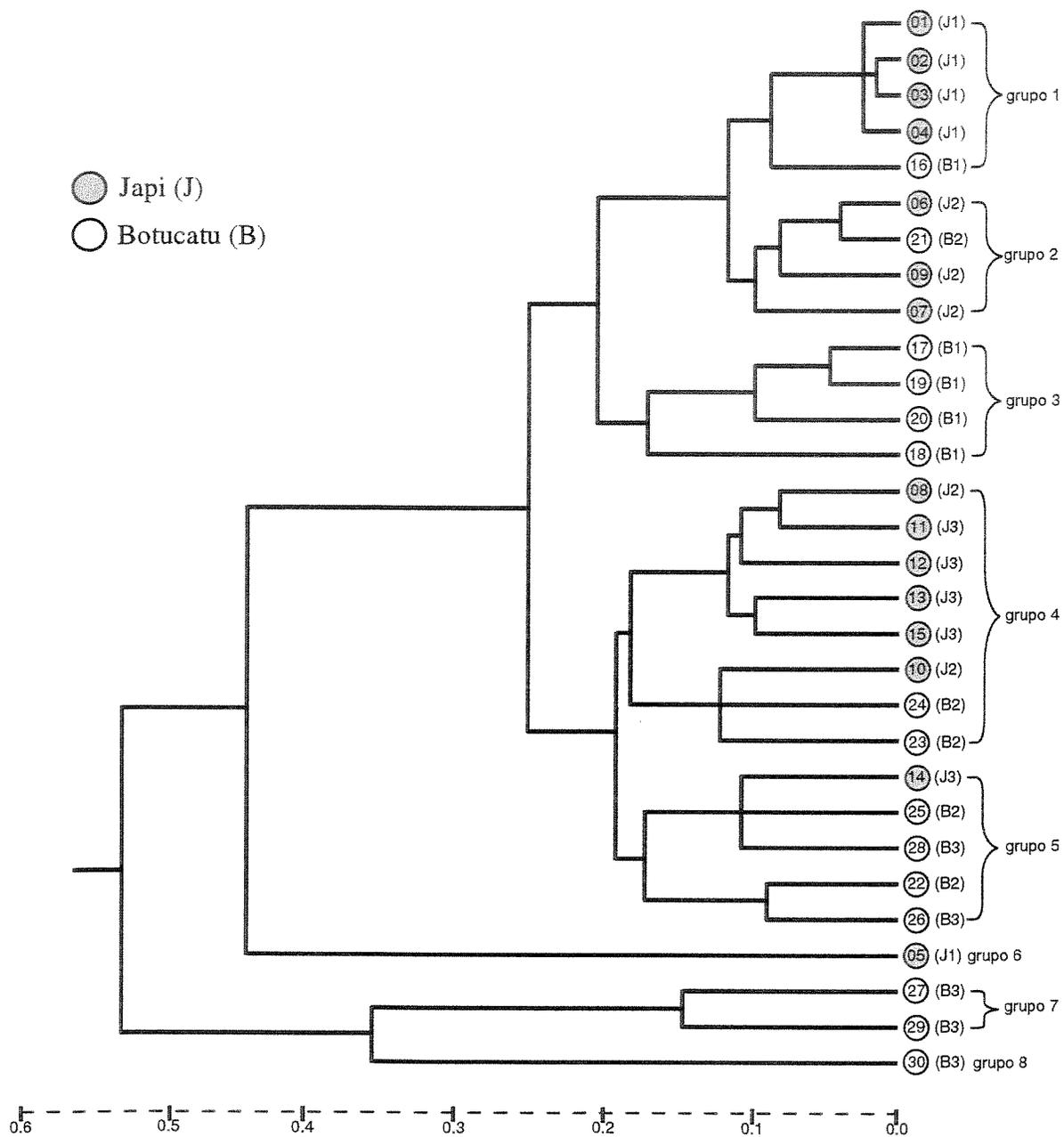


Figura 46: Dendrograma resultante da análise de agrupamento utilizando-se a Distância Euclidiana Média para indivíduos de *Erechites valeriaefolia*, provenientes de Botucatu (B) ou Japi (J), em ausência de ataque (1), atacados por forrageadores de meristemas apicais (2) ou por *Agatomerus signatus* (3).

Os dois primeiros componentes principais Y_1 e Y_2 captaram cerca de 85% da informação contida no conjunto das 10 variáveis originais utilizadas (Tabela 7).

Tabela 7: Correlações entre as 10 variáveis originais referentes a morfologia de *Erechtithes valerianaefolia* e os dois primeiros componentes principais (Y_1 e Y_2). Porcentagem de informação retida e acumulada em Y_1 e Y_2 e ordenação das variáveis quanto ao seu poder discriminatório e a porcentagem da variância total acumulada.

| Variáveis originais | Y_1 | Ordem | Y_2 | Ordem |
|-----------------------------|---------|-------|---------|-------|
| Altura | 0,7947 | 7 | 0,2620 | 4 |
| Matéria Seca Caule | 0,9514 | 1 | 0,1544 | 7 |
| Nº Ramos | 0,8403 | 6 | -0,1478 | 8 |
| Nº Folhas | 0,7000 | 8 | 0,3020 | 3 |
| Área Foliar | 0,9400 | 3 | 0,2372 | 5 |
| Matéria Seca Folhas | 0,9216 | 4 | 0,2183 | 6 |
| Nº Infloresc. Apical | -0,4856 | 9 | 0,8580 | 2 |
| Matéria Seca Inflo.apical | -0,4237 | 10 | 0,8796 | 1 |
| Nº Infloresc. lateral | 0,9417 | 2 | 0,0412 | 10 |
| Matéria Seca Inflo. lateral | 0,9047 | 5 | 0,0820 | 9 |
| % informação | 65,42 | | 19,25 | |
| % Inf. acumulada | 65,42 | | 84,67 | |

Como os coeficientes de correlação entre os atributos das estruturas vegetativas referentes a todas as plantas, bem como os das estruturas reprodutivas das inflorescências laterais e o primeiro coeficiente Y_1 variaram, respectivamente, de 0,7 a 0,9514 e de 0,9 a 0,9417, enquanto que os mesmos coeficientes envolvendo os atributos das estruturas reprodutivas das inflorescências apicais resultaram pequenos, o componente principal Y_1 exprime principalmente a contribuição das estruturas vegetativas e das estruturas reprodutivas das inflorescências laterais. Indivíduos com

maiores valores de Y_1 são, desta forma, plantas mais robustas e com maior número e maior valor de matéria seca de estruturas reprodutivas nas inflorescências laterais.

Para o segundo componente Y_2 , as maiores contribuições resultaram dos atributos das estruturas reprodutivas das inflorescências apicais, com o coeficiente variando de 0,8580 a 0,8796. As variáveis referentes às estruturas vegetativas e ao número e a matéria seca de estruturas reprodutivas das inflorescências laterais apresentaram coeficientes de correlação menores, contribuindo pouco para o Y_2 . Portanto, indivíduos com maiores valores de Y_2 são plantas de tamanhos menores que apresentam maior número e maior valor de matéria seca das estruturas reprodutivas nas inflorescências apicais.

Os agrupamentos obtidos através da ordenação dos componentes principais dos 30 indivíduos analisados foram coincidentes com os resultados obtidos pela Análise de Agrupamento (Figura 47). As plantas com ausência de ataque, proveniente de Japi (1 a 5) e Botucatu (16 a 20), se distribuíram amplamente ao longo do eixo Y_2 e no eixo Y_1 , concentraram-se em torno do valor $-0,1$. A planta número cinco (grupo 6 no dendrograma) com maior valor de Y_2 , foi semelhante às demais quanto ao Y_1 . A única planta não atacada que apresentou valor de Y_1 maior do que outras foi a planta número 18 de Botucatu que, também no dendrograma, apresentou menor similaridade com outras plantas dentro do mesmo agrupamento (Grupo 3).

Quanto às plantas atacadas, a maioria atacada por megalopodíneos em Botucatu se isolou principalmente pelos valores muito altos de Y_1 , especialmente no

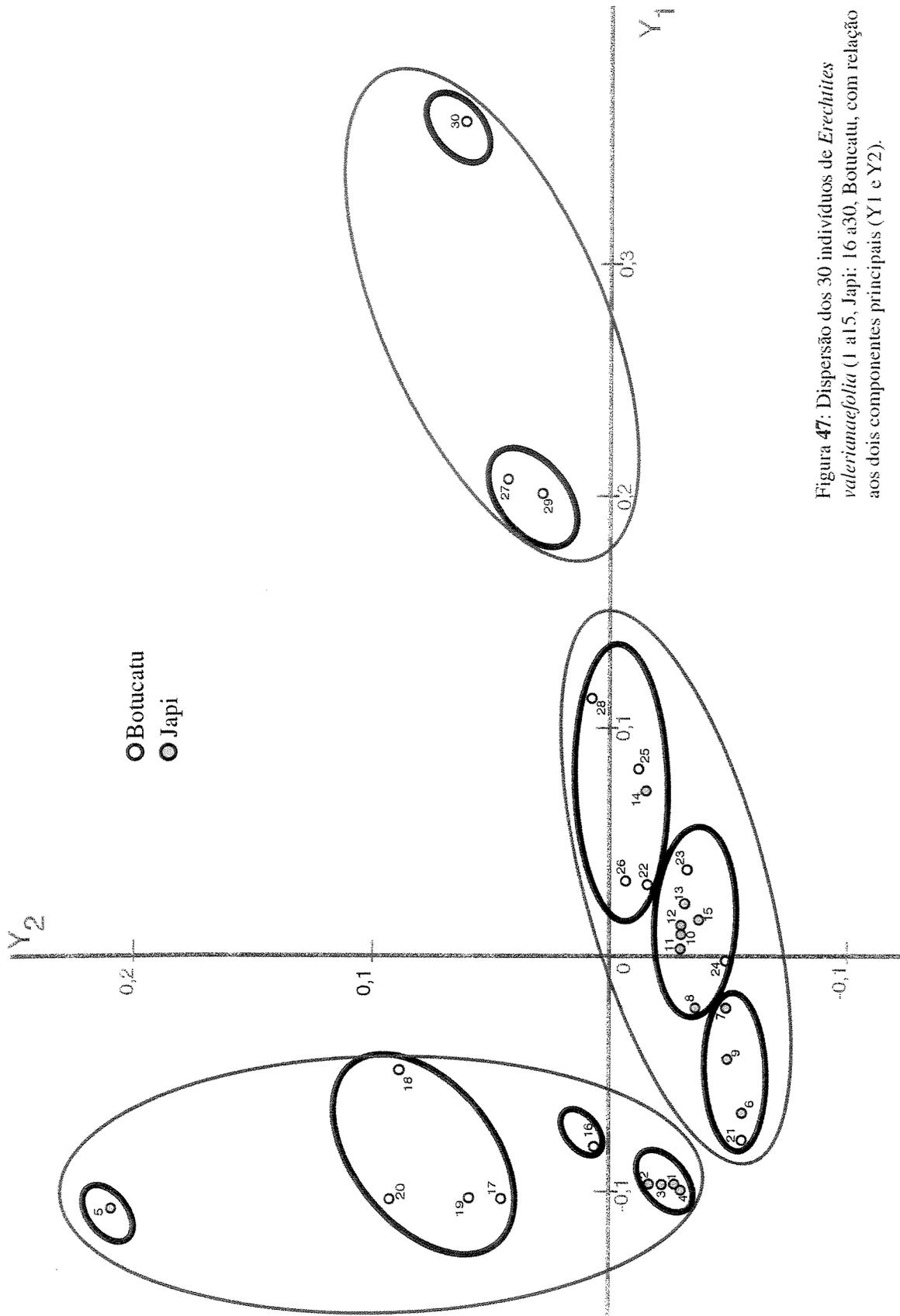


Figura 47: Dispersão dos 30 indivíduos de *Erechites valerianaeifolia* (1 a 15, Japi; 16 a 30, Botucatu), com relação aos dois componentes principais (Y1 e Y2).

caso da planta número 30. Os grupos 2, 4 e 5 do dendrograma se dispersaram amplamente no eixo Y_1 com o grupo 2 apresentando valores negativos, o grupo 5, valores positivos e o grupo 4, valores intermediários entre os dois. Dentro de cada um destes grupos, os valores de Y_2 foram sempre negativos e apresentaram menor variação.

6.5. Relações entre padrões de ataque dos herbívoros e o tamanho das plantas

A freqüência das plantas não atacadas (G_1) nas classes de tamanho menores foi maior do que a das plantas atacadas ($G_2 + G_3$) em ambas as localidades (Figuras 48 e 49). Nas classes de tamanho maiores, especialmente nas classes formadas por indivíduos com matéria seca total maior que 6,01, as plantas atacadas foram mais freqüentes do que plantas com ausência de ataque.

A distribuição de freqüência não ocorreu ao acaso nas diferentes classes de tamanho, em ambas as localidades, havendo dependência entre o tamanho e a ausência (G_1) ou presença ($G_2 + G_3$) de ataque. As plantas mais robustas foram mais freqüentes no grupo $G_2 + G_3$ e as menos robustas no grupo G_1 , tanto na Serra do Japi ($X^2 = 53,8$; $p < 0,01$; $gl = 4$) como no Lageado ($X^2 = 55,6$; $p < 0,01$; $gl = 4$). A probabilidade de ataque aumentou significativamente com o aumento do tamanho das plantas, tanto no Japi ($Y = 0,066 + 0,104 X$; $R^2 = 0,95$; $n = 5$; $p < 0,01$), quanto no Lageado ($Y = 0,164 + 0,091 X$; $R^2 = 0,85$; $n = 5$; $p < 0,05$),

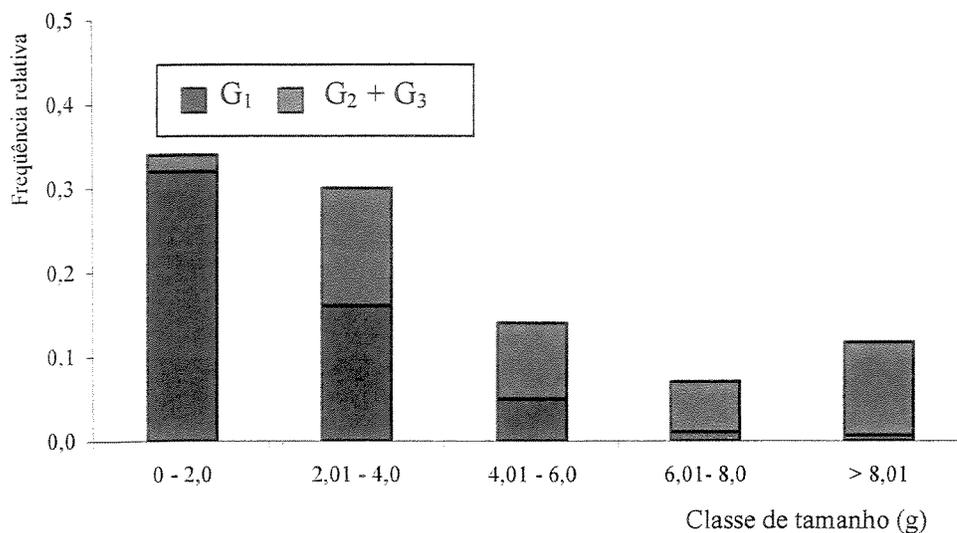


Figura 48: Distribuição de frequência para classes de matéria seca de plantas não atacadas (G_1) e atacadas ($G_2 + G_3$) de *Erechites valerianaefolia*, Serra do Japi, Jundiá, SP.

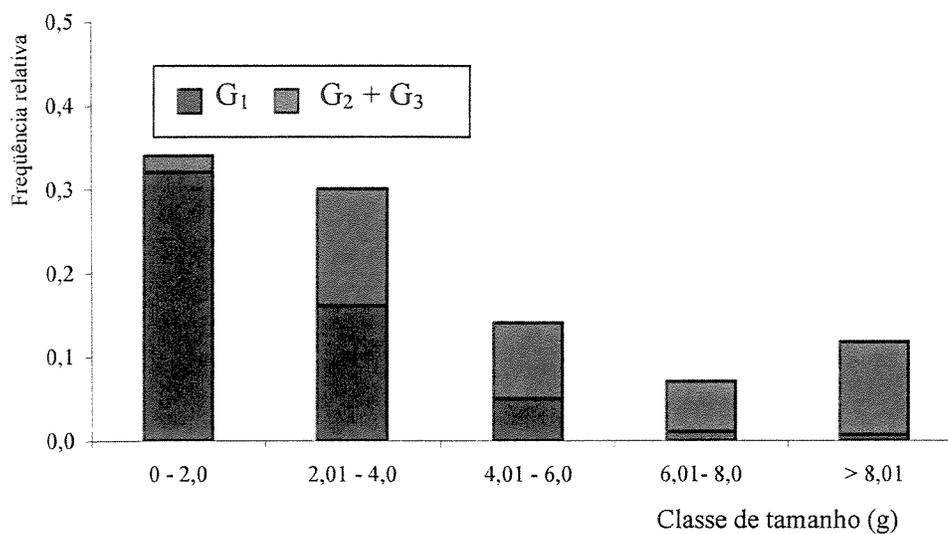


Figura 49: Distribuição de frequência para classes de matéria seca de plantas não atacadas (G_1) e atacadas ($G_2 + G_3$) de *Erechites valerianaefolia*, Fazenda Lageado, Botucatu, SP.

demonstrando que a preferência de ataque recai sobre plantas mais robustas (Figuras 50 e 51).

Plantas de tamanhos maiores são predominantemente predadas por megalopodíneos; forrageadores de meristemas atacam amplamente plantas de vários tamanhos (Figuras 52 e 53).

6.6. Comparação entre as plantas com ausência de ataque (G_1) e atacadas por herbívoros (G_2 e G_3) quanto à alocação de recursos

Plantas de Botucatu dos grupos G_1 , G_2 e G_3 diferiram entre si quanto à matéria seca total, sendo plantas com ausência de ataque menores do que plantas atacadas. Entre as atacadas, o grupo G_2 foi menor do que G_3 (Tabela 8). As plantas não atacadas da Serra do Japi foram também menores do que as atacadas por ambos os grupos de herbívoros e estas, G_2 e G_3 , não diferiram entre si (Tabela 8).

Em ambas as localidades, os Grupos G_1 , G_2 e G_3 diferiram quanto à matéria seca reprodutiva. Plantas G_1 e G_3 produziram, respectivamente, menor e maior quantidade de matéria seca reprodutiva (Tabela 9).

Na comparação das plantas com até 4 g de matéria seca total, houve diferença na quantidade de matéria seca total entre plantas não atacadas (G_1) e plantas atacadas (G_2 e G_3), sendo que estas não diferiram entre si, em ambas as localidades (Tabela 11).

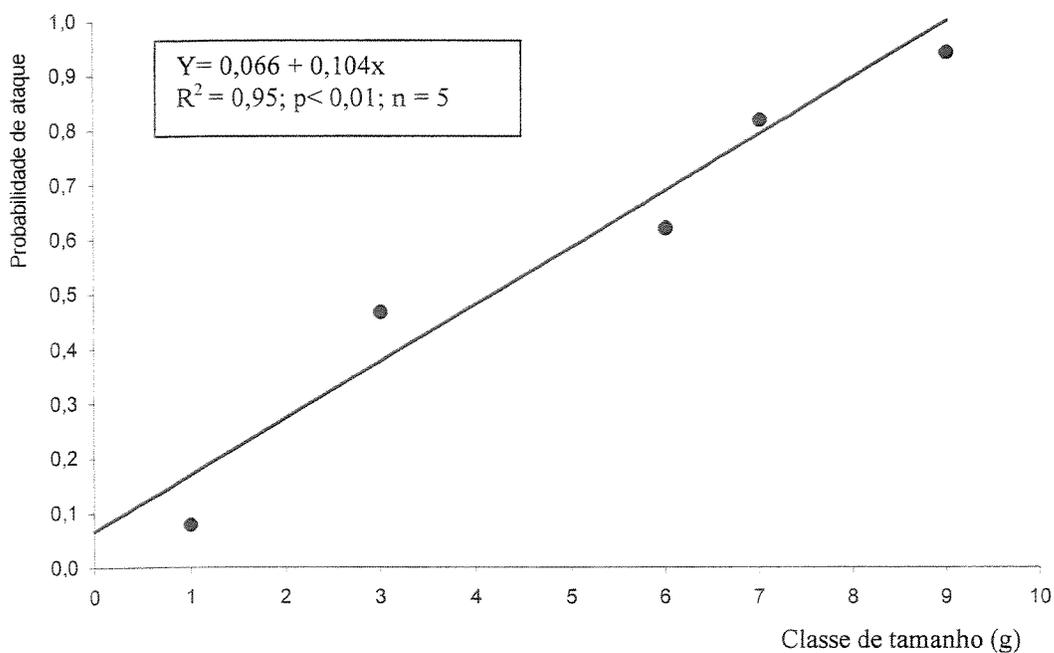


Figura 50: Relação entre a probabilidade de ataque e o tamanho expresso pela matéria seca (g) de *Erechites valerianaefolia*, Serra do Japi, Jundiaí, SP

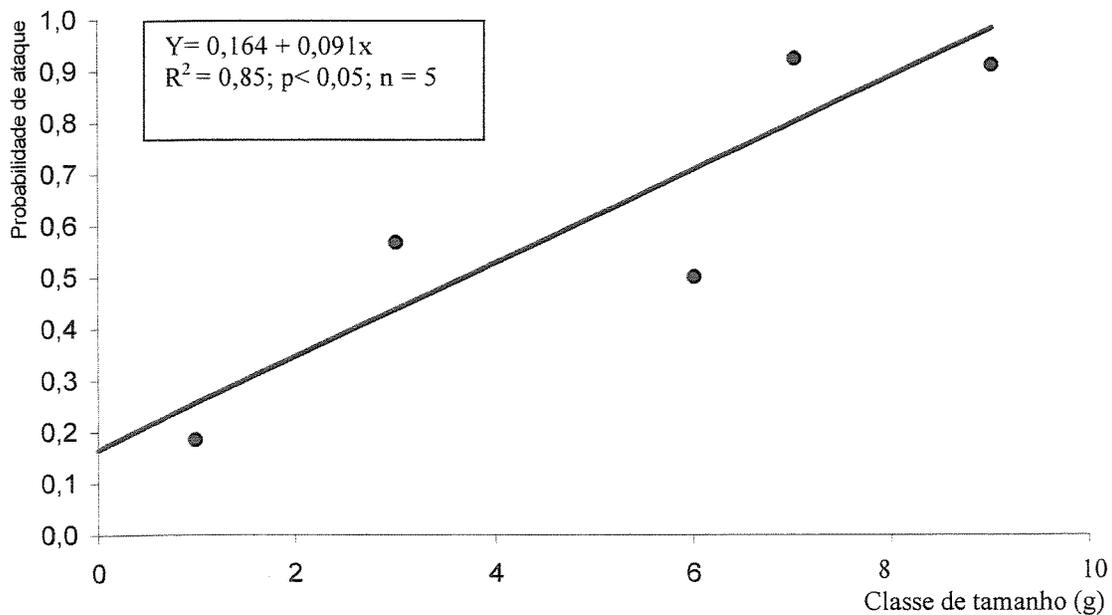


Figura 51: Relação entre a probabilidade de ataque e o tamanho expresso pela matéria seca (g) *Erechites valerianaefolia*, Fazenda Lageado, Botucatu, SP

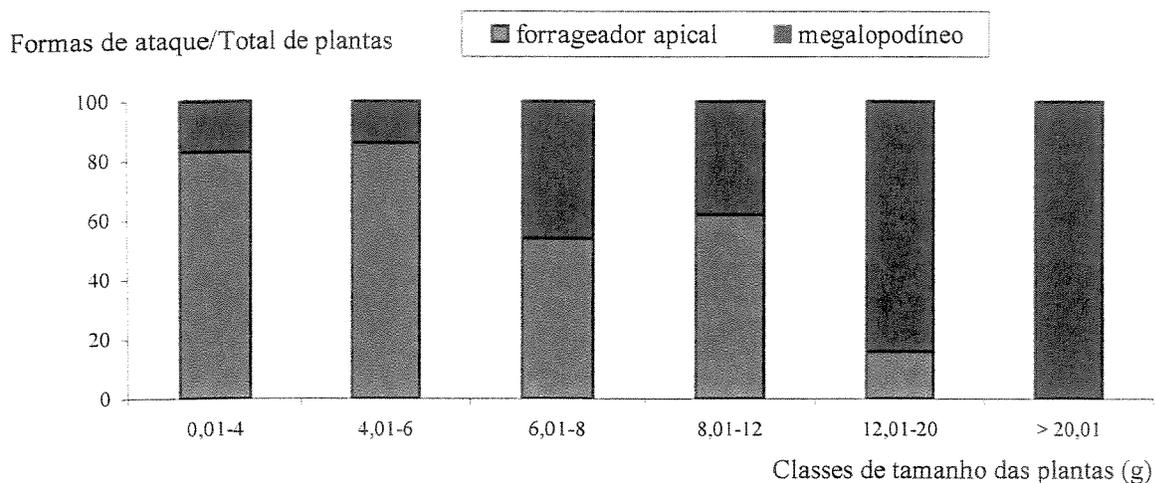


Figura 52: Proporção de plantas atacadas por forrageadores de meristemas apicais e de *Agatomerus signatus* dentro de cada classe de tamanho - matéria seca total (g) - de *Erechites valerianaefolia*, Serra do Japi, Jundiá, SP.

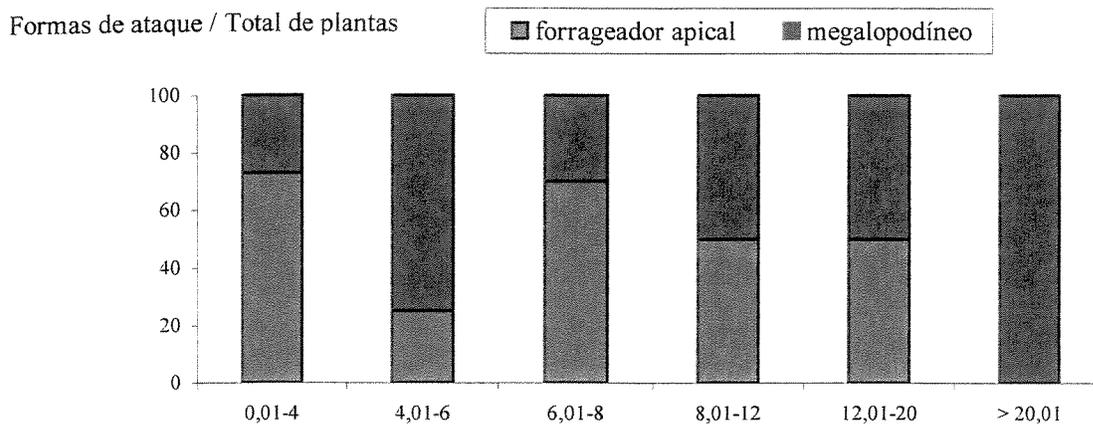


Figura 53: Proporção de plantas atacadas por forrageadores de meristemas apicais e de *Agatomerus signatus* dentro de cada classe de tamanho - matéria seca total (g) - de *Erechites valerianaefolia*, Fazenda Lageado, Botucatu, SP.

Com relação à produção da matéria seca reprodutiva, obteve-se o mesmo resultado para os grupos da Serra do Japi; em Botucatu, a diferença ocorreu somente entre as plantas dos grupos G_1 e G_3 (Tabela 12).

Para as plantas com mais de 4 g de matéria seca total, não houve diferença entre G_1 e G_2 , para ambas as localidades, quanto à matéria seca total. G_3 diferiu de G_1 e de G_2 em Botucatu enquanto no Japi, G_3 diferiu apenas do G_1 (Tabela 14). Para a matéria seca reprodutiva, as plantas com ausência de ataque e as atacadas não diferiram entre si em Botucatu. Na Serra do Japi, plantas G_3 produziram maior quantidade de matéria seca reprodutiva do que G_1 e G_2 (Tabela 15).

A mediana do esforço reprodutivo não apresentou diferença significativa entre os grupos em quase todas as situações de comparação (Tabelas 10, 11 e 16). O grupo de plantas atacadas por megalopodíneos, da Serra do Japi, com até 4 g de matéria seca total foi o único que apresentou maior esforço reprodutivo. No entanto, observou-se que plantas G_3 , de até 4 g, da população de Botucatu, apresentaram uma tendência para maior esforço reprodutivo. No grupo de plantas com mais de 4 g de matéria seca, observou-se, com relação ao G_3 , esta mesma tendência para a população da Serra do Japi.

Tabela 8: Comparação entre as medianas da matéria seca total (g) de *E. valerianaefolia* em plantas predadas e não predadas, da Serra do Japi e de Botucatu.

| Condição | Localidade* | |
|-------------|--------------------|-------------------|
| | Botucatu | Japi |
| Sem Ataque | 1,66 _a | 1,85 _a |
| Herbívoro 1 | 6,75 _b | 4,64 _b |
| Herbívoro 2 | 13,52 _c | 8,17 _b |

*Para cada localidade, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p > 0,05$), pelo teste de Kruskal-Wallis.

Tabela 9: Comparação entre as medianas da matéria seca das estruturas reprodutivas (g) de *E. valerianaefolia* em plantas predadas e não predadas, da Serra do Japi e de Botucatu.

| Condição | Localidade | |
|-------------|--------------------|--------------------|
| | Botucatu | Japi |
| Sem Ataque | 0,111 _a | 0,136 _a |
| Herbívoro 1 | 0,552 _b | 0,571 _b |
| Herbívoro 2 | 0,112 _c | 1,420 _c |

*Para cada localidade, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p > 0,05$), pelo teste de Kruskal-Wallis.

Tabela 10: Comparação entre as medianas do esforço reprodutivo de *E. valerianaefolia* em plantas predadas e não predadas, da Serra do Japi e de Botucatu.

| Condição | Localidade* | |
|-------------|--------------------|---------------------|
| | Botucatu | Japi |
| Sem Ataque | 0,090 _a | 0,076 _a |
| Herbívoro 1 | 0,087 _a | 0,130 _{ab} |
| Herbívoro 2 | 0,108 _a | 0,165 _b |

*Para cada localidade, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p > 0,05$), pelo teste de Kruskal-Wallis.

Tabela 11: Comparação entre as medianas da matéria seca total (g) de *E. valerianaefolia*, em plantas predadas e não predadas de até 4g, da Serra do Japi e de Botucatu.

| Condição | Localidade* | |
|-------------|-------------------|-------------------|
| | Botucatu | Japi |
| Sem Ataque | 1,18 _a | 1,77 _a |
| Herbívoro 1 | 2,46 _b | 3,53 _b |
| Herbívoro 2 | 3,61 _b | 3,18 _b |

*Para cada localidade, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p > 0,05$), pelo teste de Kruskal-Wallis.

Tabela 12 Comparação entre as medianas da matéria seca total de estruturas reprodutivas (g) de *E. valerianaefolia*, em plantas predadas e não predadas de até 4g, da Serra do Japi e de Botucatu.

| Condição | Localidade* | |
|-------------|---------------------|--------------------|
| | Botucatu | Japi |
| Sem Ataque | 0,073 _a | 0,126 _a |
| Herbívoro 1 | 0,176 _{ab} | 0,374 _b |
| Herbívoro 2 | 0,388 _b | 0,420 _b |

*Para cada localidade, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p > 0,05$), pelo teste de Kruskal-Wallis.

Tabela 13: Comparação entre as medianas do esforço reprodutivo de *E. valerianaefolia*, em plantas predadas e não predadas de até 4g, da Serra do Japi e de Botucatu.

| Condição | Localidade* | |
|-------------|--------------------|--------------------|
| | Botucatu | Japi |
| Sem Ataque | 0,085 _a | 0,071 _a |
| Herbívoro 1 | 0,076 _a | 0,118 _a |
| Herbívoro 2 | 0,115 _a | 0,121 _b |

*Para cada localidade, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p > 0,05$), pelo teste de Kruskal-Wallis.

Tabela 14: Comparação entre as medianas da matéria seca total (g) de *E. valerianaefolia*, em plantas predadas e não predadas com mais de 4,01 g, da Serra do Japi e de Botucatu.

| Condição | Localidade* | |
|-------------|--------------------|--------------------|
| | Botucatu | Japi |
| Sem Ataque | 7,28 _a | 6,80 _a |
| Herbívoro 1 | 10,79 _a | 8,16 _{ab} |
| Herbívoro 2 | 15,69 _b | 8,77 _b |

*Para cada localidade, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p>0,05$), pelo teste de Kruskal-Wallis.

Tabela 15: Comparação entre as medianas da matéria seca total de estruturas reprodutivas (g) de *E. valerianaefolia*, em plantas predadas e não predadas com mais de 4,01g, da Serra do Japi e de Botucatu.

| Condição | Localidade* | |
|-------------|--------------------|--------------------|
| | Botucatu | Japi |
| Sem Ataque | 1,202 _a | 0,664 _a |
| Herbívoro 1 | 1,263 _a | 0,992 _a |
| Herbívoro 2 | 1,901 _a | 1,583 _b |

*Para cada localidade, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p>0,05$), pelo teste de Kruskal-Wallis.

Tabela 16: Comparação entre as medianas do esforço reprodutivo de *E. valerianaefolia*, em plantas predadas e não predadas com mais de 4,01g, da Serra do Japi e de Botucatu.

| Condição | Localidade* | |
|-------------|--------------------|--------------------|
| | Botucatu | Japi |
| Sem Ataque | 0,172 _a | 0,108 _a |
| Herbívoro 1 | 0,101 _a | 0,135 _a |
| Herbívoro 2 | 0,103 _a | 0,165 _a |

*Para cada localidade, medianas seguidas de letras iguais não diferem significativamente ($p>0,05$), pelo teste de Kruskal-Wallis.

Discussão

Os dados obtidos no presente trabalho mostram que a interação entre populações de *Erechtithes valerianaefolia* e de fitófagos associados constitui um sistema biológico complexo que pôde ser esboçado e compreendido devido ao somatório das informações obtidas acerca de diversos aspectos da biologia dos taxa envolvidos. Neste sentido, o hábito anual de *E. valerianaefolia* constituiu um aspecto muito importante; o reconhecimento do grupo de plantas com curta duração do ciclo de vida, cultivadas ou silvestres, como provedor de ótimos sistemas experimentais é citado por Bazzaz & Morse (1991), para verificação de impactos de estresses ambientais sobre o desenvolvimento ontogenético de plantas ou sobre as mudanças na estrutura e dinâmica de populações vegetais.

Os habitats onde são encontradas as populações de *E. valerianaefolia* são caracterizados por variações temporais e espaciais quanto à disponibilidade de água do solo, temperatura, umidade relativa e conteúdo de nutrientes do solo, gerando possivelmente condições para a ocorrência de estresses (Bazzaz & Morse, 1991). Na Serra do Japi, *E. valerianaefolia* ocorre em áreas de clareira, criada e mantida por distúrbios naturais e antrópicos periódicos, junto à vegetação florestal de altitude. Na Fazenda Lageado, a população ocupa um ambiente agrícola, mantido instável devido às atividades de manutenção do pomar capinado sem, contudo, contar com outras intervenções usuais

nestes sistemas, como a irrigação e adição de fertilizantes (H. Grassi, comunicação pessoal)¹, que poderiam criar uma condição mais uniforme. Apesar das distinções nas características dos habitats, a análise dos dados provenientes de ambas as localidades mostram que as respostas das populações foram, em linhas gerais, semelhantes entre si, sendo que as maiores diferenças foram verificadas em plantas de uma mesma localidade, onde cada população exibiu variações principalmente quanto ao tamanho dos indivíduos.

Nas duas localidades estudadas, em decorrência principalmente das variações topográficas e de níveis de sombreamento, verifica-se, “grosso modo”, duas condições de crescimento para as plantas: áreas ensolaradas em declive e áreas sombreadas planas. Os efeitos da heterogeneidade espacial em pequena escala decorrente da variação na disponibilidade de água (Sheldon, 1974) ou na microtopografia (Harper *et al.*, 1965), são potencialmente muito importantes para alterar o crescimento das plantas. As variações topográficas do terreno exercem, dentro de um mesmo habitat, uma grande influência no solo, sendo que nas áreas em declive há maior escoamento superficial e menor drenagem e nas áreas planas o inverso, de forma que nas encostas o solo é quimicamente mais rico do que nas partes aplainadas, sujeitas a maiores efeitos de lixiviação (Raij, 1991). De fato, os dados da Análise do Solo (Tabelas 1 e 2) mostram maiores valores para a quase totalidade dos macro e micro- nutrientes no solo das áreas em declive.

A variação no nível de sombreamento decorreu, na Serra do Japi, da distância da orla da mata. As áreas mais próximas e, portanto, mais sombreadas, foram também as partes mais planas da parcela amostral. Na Fazenda Lageado, a diferença na arquitetura da

¹ Helio Grassi, Departamento de Solos, Faculdade de Agronomia, UNESP, Botucatu

copa e no comportamento de deciduidade das plantas arbóreas, ou seja, copa horizontal e perene em *Persea americana* e copa vertical e decídua em *Carya illinoensis*, foram as causas da variação do nível de sombreamento. Do outono ao início da primavera, a área sob nogueira-pecan permaneceu a pleno sol, coincidindo com a época mais seca na região, contrastando com a área sob abacateiros que permaneceu sombreada ao longo do ano.

Embora não tenha sido realizada a análise textural do solo, cuja informação permite avaliar, entre outros aspectos, a capacidade de armazenamento de água (Resende *et al.*, 1988), as diferenças no nível de sombreamento, de declividade e na profundidade do solo explicam, nas localidades estudadas, o maior teor de umidade observado no solo nas regiões sombreadas, especialmente nos meses mais secos. Aparentemente, em ambas as localidades estudadas, a região mais plana e sombreada representou para as plantas, melhores sítios de estabelecimento do que as áreas em declive mais expostas à radiação, indicando a possibilidade da existência de variações nos níveis de estresse de natureza higrotermal; diversos resultados abordados a seguir podem ser associados a estas variações ambientais.

Os dados sobre a fenologia das plantas estudadas mostram que *E. valerianaefolia* forma populações que iniciam o ciclo anual no inverno, possuindo um período longo de emergência de plântulas, à semelhança do que ocorre com muitas espécies de plantas anuais, tanto do inverno quanto do verão (Symonides, 1988). As conseqüências desta forma de recrutamento da coorte é que as plantas provenientes de fluxos distintos de germinação experimentam diferentes condições de crescimento, com reflexos na sobrevivência e reprodução (Miller, 1987). Os dados referentes às plantas efetivamente estabelecidas nas populações de ambas as localidades, mostram que o número de novas plantas diminuiu e que

as plantas apresentaram menor longevidade e menor tamanho nos últimos meses do ciclo anual. Estas diferenças são provavelmente indícios de mudanças nas condições de crescimento ao longo do ano.

As populações de *E. valerianaefolia* sofrem, desta forma, variações espaciais e sazonais nas condições de crescimento, durante o ciclo anual de aproximadamente dez meses. A importância das condições extrínsecas de crescimento na determinação do tamanho final de plantas é amplamente aceita (Hutchings, 1997). Assim, no caso de *E. valerianaefolia*, é possível pressupor que as oportunidades para o crescimento de cada planta depende da época de sua emergência somada à exata localização espacial. De fato, os dados indicam que quanto mais cedo ocorre o recrutamento do indivíduo e quanto mais próximos à região plana e sombreada se localizam os sítios de estabelecimento, maiores são as plantas, de uma forma geral.

Um dos fatores que pode ser apontado como determinante para o estabelecimento das novas plantas é a disponibilidade de água nas camadas superficiais do solo, principalmente durante o período mais seco do ano. O sombreamento observado nas áreas planas, de solo comparativamente mais profundo e recoberto por serrapilheira, é uma condição que favorece a retenção de água, diferindo da área em declive, onde o solo que é mais pedregoso, raso e desnudo, fica exposto a intensa radiação. Desta forma, a interpretação para a seqüência observada no surgimento das plantas, isto é, da região sombreada para a região ensolarada, é que no início do ciclo, a umidade do solo na região exposta é insuficiente para favorecer o recrutamento mas, à medida em que aumenta a intensidade das chuvas, o ambiente torna-se favorável devido, provavelmente, à reposição de água no solo. Mesmo na Serra do Japi, onde

o déficit hídrico foi pequeno durante o período estudado e ausente em épocas anteriores (Pinto, 1992), é provável que nas camadas superficiais do solo pedregoso-arenoso, desnudo e exposto, os efeitos da estiagem sejam acentuados, podendo o local representar um ambiente hostil para as plantas que exploram as camadas superficiais do solo, como é o caso da espécie estudada. Efeitos semelhantes durante a estiagem são registrados freqüentemente para as plantas herbáceas de vegetações abertas como o cerrado *s.l.* (Ferri, 1977). É importante lembrar, por outro lado, que as temperaturas baixas do inverno seco como se observam nas regiões estudadas, causam o fenômeno de orvalho, cuja importância para a manutenção da umidade nos sistemas naturais é muito conhecida e pode explicar o estado de umedecimento das camadas superficiais do solo, principalmente das áreas planas e sombreadas.

As diferenças na fertilidade do solo, não explicam a predominância de plantas de tamanhos maiores e, portanto, mais vigorosas, na parte sombreada. Pelo resultado da análise do solo, as regiões em declive apresentam, além de maiores teores de nutrientes, maiores valores de matéria orgânica. Estas condições poderiam favorecer um crescimento mais vigoroso nestas áreas; porém, o resultado obtido é exatamente o oposto, salientando a importância da disponibilidade de água para o desenvolvimento das plantas.

Um outro fato que pode ser apontado para entender as diferenças no crescimento das plantas, mesmo nos períodos mais chuvosos, quando a oferta de água pode deixar de ser restritiva, refere-se às conseqüências diretas dos níveis de sombreamento no ambiente. As oscilações micro-climáticas diárias geralmente são maiores nas áreas expostas do que nas áreas sombreadas, de forma a restringir o crescimento das plantas sensíveis que

crecem a pleno sol, o que de fato ocorreu com as plantas de *E. valerianaefolia*. Esta espécie apresenta-se, então, como uma planta anual dependente dos fatores do ambiente para promover seu crescimento, porém bastante tolerante às variações ambientais. Estas características indicam um grande potencial de agressividade no estabelecimento da população em ambientes alterados, como ressaltou Baker (1974) para as plantas daninhas.

Os dados mostram que, nas populações estudadas, é possível visualizar uma separação espacial e temporal das plantas, em função do tamanho. Plantas com maior vigor concentram-se em locais sombreados e ocorrem predominantemente na primavera e no verão. Plantas de menor tamanho, por outro lado, concentram-se em locais ensolarados e predominam nas fases finais do ciclo anual. Esta forma de organização de *E. valerianaefolia* reflete o mosaico de recursos cuja disponibilidade varia temporalmente e espacialmente. Esta situação pode moldar diversamente o comportamento alimentar dos insetos fitófagos pois, segundo Parra (1991), a sobrevivência dos insetos fitófagos depende das plantas e, desta forma, eles estão sujeitos a todas as variações que resultam das interações entre as plantas e o ambiente.

As observações sobre as atividades de forrageamento dos dois grupos de fitófagos registrados em *E. valerianaefolia* mostraram que estes herbívoros partilham o recurso sem sobreposição de nichos alimentares, pois os tecidos-alvo para a alimentação são distintos. Os forrageadores de meristemas apicais utilizam exclusivamente plantas na fase vegetativa, enquanto os megalopodíneos atacam exclusivamente plantas nos estágios iniciais de reprodução. As mudanças ontogenéticas em plantas são apontadas por Whitham (1981)

como um dos mecanismos de variação na qualidade de recursos, alterando a atratividade para fitófagos que atacam a mesma planta hospedeira.

Os efeitos da herbivoria sobre as plantas hospedeiras são especialmente dependentes da sua capacidade em compensar os tecidos perdidos (Crawley, 1983). Esta capacidade está relacionada ao grau de tolerância à herbivoria, que é determinado pela intensidade de crescimento e reprodução após a ocorrência de ataque (Marquis, 1996). Neste sentido, as respostas ao ataque observadas em *E. valerianaefolia* permitem classificá-la como uma planta bastante tolerante aos fitófagos, fato este demonstrado pela vigorosa reiteração dos ramos a partir de meristemas não danificados. Embora qualquer planta possa teoricamente reiterar-se devido à sua construção modular (White, 1984), as adaptações presentes em diferentes plantas, quanto ao número e a distribuição de meristemas, são potencialmente importantes e influenciam o nível de tolerância (Marquis, 1996). *E. valerianaefolia* possui meristemas axilares distribuídos por toda a planta e com potencial para o crescimento, independentemente da sua localização na planta. As formas arquiteturais de ramificação, advindas de respostas a diferentes tipos e momentos de ataque, mostram que novos ramos podem surgir de meristemas localizados em diferentes alturas do eixo caulinar.

A comparação entre a arquitetura das plantas não atacadas e atacadas procedentes das populações das duas localidades, indica que, em condições naturais, a forma simpodial de ramificação é, nesta espécie, um fenômeno que pode ser atribuído exclusivamente à atividade de forrageadores, devido à regularidade estrutural observada em plantas não atacadas, que são monopodiais. Em ambos os casos de ataque, isto é, da remoção de meristemas apicais de plantas na fase vegetativa, realizada por forrageadores de

meristemas, ou da remoção de tecidos do eixo caulinar reprodutivo por megalopodíneos adultos, os forrageadores contribuem para ativar os meristemas dormentes devido à quebra da dominância apical.

Verifica-se que a única exceção a esta resposta reiterativa das plantas após o ataque dos fitófagos exógenos, restringe-se à situação de perda de tecidos do pecíolo e da porção da veia principal, devido à atividade dos megalopodíneos adultos sobre as folhas. Neste caso, a ação dos herbívoros não acarreta em mudanças hierárquicas entre as diferentes regiões de crescimento não havendo, portanto, ativação de meristemas laterais. O desenvolvimento aparentemente normal do único ramo caulinar reprodutivo e das respectivas unidades florais, durante a remoção do pecíolo e, por extensão, da folha que, pela sua localização representa uma importante fonte para aquela região de crescimento (dreno), pode ser analisado como indicativo de uma eficiente mobilização de recursos entre as diferentes unidades fisiológicas da planta.

A realocação de recursos entre diferentes regiões da planta é um outro mecanismo citado por Marquis (1996) na determinação do grau de tolerância das plantas à herbivoria. Pelas respostas apresentadas por *E. valerianaefolia* em todas as situações de forrageamento, parece possível aventar que a grande tolerância desta planta à herbivoria deve-se, fundamentalmente, a uma eficiente realocação de recursos entre as regiões da planta, devido a sua arquitetura e à forma de conexão entre as diferentes regiões. Conforme resultados de Garrish & Lee (1988), Marquis (1988, 1996) e Sprugel (1991), a mobilização de recursos é geralmente maior entre regiões de um mesmo ramo do que entre ramos diferentes, desde que haja conexão vascular entre as regiões. Isto parece ser o caso de *E.*

valerianaefolia que produz, em condições de crescimento sem fitófagos, um único eixo caulinar, apresentando, conforme a previsão, menores problemas de integração entre as regiões através da conexão vascular.

É interessante notar que os besouros atacam uma única folha por planta removendo os tecidos até a sua completa destruição e, invariavelmente, transferem-se para o eixo caulinar reprodutivo da mesma planta que, neste momento, já está alongado. Estes dados podem ser interpretados como indícios de que o eixo reprodutivo destas plantas continua representando um recurso alimentar com estatus nutricional compatível com as exigências do besouro, reforçando a tese da existência de uma eficiente conexão entre as partes danificadas com as não danificadas na alocação de fotoassimilados e outros produtos do metabolismo (Watson & Casper, 1984).

As alterações observadas, nas células parenquimáticas da medula dos ramos atacados por estágios larvais de megalopodíneos, também podem ser indícios da intensa atividade de alocação dos recursos. A presença de quantidades consideráveis de grãos de amido nestas células que circundam as larvas endógenas, sugere a ocorrência de um processo equivalente à neogênese de tecidos nutritivos utilizados por formas juvenis de insetos galhadores, durante a formação de galhas (Parra, 1991; Kraus *et al.*, 1993). Como na medula dos ramos não atacados por larvas não foram observados os grãos de amido, é razoável supor que o seu surgimento decorre de um processo ativo desencadeado pela remoção de tecidos internos da planta por larvas brocadoras.

As observações sobre *A. signatus*, em ambas as populações de *E. valerianaefolia*, mostraram que os besouros ocorreram exclusivamente em *E. valerianaefolia*, pelo menos

enquanto houve esta planta no ambiente. *A. signatus* já foi registrado em outras espécies de Asteraceae como em *Bidens pilosa*, em Campinas, SP, e em *Bidens brasiliensis*, na Serra do Japi, SP (Vasconcellos-Neto, comunicação pessoal)². A monofagia extrema pode ser desvantajosa para as populações de insetos fitófagos, exceto quando a planta hospedeira é perene e abundante no ambiente (Beck & Schoonhoven, 1980). Estes mesmos autores propõem que, no processo evolutivo, a especificidade entre fitófagos e plantas hospedeiras tem se direcionado para um nível moderado, mas variável, de oligofagia. A existência de um elevado número de fitófagos especialistas indica que a especialização pode ser vantajosa (Bernays & Graham, 1988) e, na família Chrysomelidae, a especialização trófica desempenhou um papel importante na sua evolução (Brodii, 1985). A relação de *A. signatus* com *E. valerianaefolia* sugere existência de um certo grau de especificidade, sendo para isto relevantes os seguintes fatos observados:

- predominância de *A. signatus* em *E. valerianaefolia* durante todo o período de estudo;
- número reduzido de besouros em relação à oferta de recurso;
- busca seletiva de recurso alimentar quanto ao estágio de desenvolvimento da planta e quanto às estruturas exploradas como alimento;
- fidelidade à parte da planta selecionada: os besouros adultos em atividade de forrageio permanecem longos períodos no mesmo sítio de alimentação;

² João Vasconcellos-Neto, Departamento de Zoologia, UNICAMP

- longa permanência na mesma planta que é provisora de alimento, abrigo e local para reprodução;
- desenvolvimento das larvas de *A. signatus*, com hábito brocador, na mesma planta atacada pelos adultos;
- sincronia entre a emergência dos adultos e das larvas dos besouros e a disponibilidade da planta hospedeira;
- semelhanças observadas no comportamento dos besouros em populações de hospedeiras estabelecidas em regiões geográficas distantes (Botucatu e Jundiaí).

Muitas destas características presentes na interação entre *E. valerianaefolia* e *A. signatus* são comumente atribuídas a organismos especialistas que, exibem uma série de estratégias adaptativas (Parra, 1991) e que devido a requerimentos específicos, são pouco abundantes no ambiente (Pianka, 1994). Neste sentido, a ocorrência de *A. signatus*, observada apenas em *E. valerianaefolia*, durante o período de estudo, o hábito e a tática alimentar tanto dos adultos quanto das formas larvais dos besouros e a sua baixa abundância podem ser considerados como evidências de certo grau de especialização.

No caso de insetos polípagos, as estratégias citadas como solução para compensar o problema de baixa qualidade de alimento são, entre outras, o aumento do consumo (Simpson & Abisgold, 1985), o aumento da capacidade de dispersão ou do espectro de alimentos utilizados (Parra, 1991). Nenhuma destas estratégias foi verificada em *A. signatus* que, contrariamente, explorou uma única população hospedeira para prover

as necessidades de alimentação e de reprodução. Esta mesma fidelidade ao local, para alimentação e reprodução, já foi descrita por Eberhard & Marin (1996), para *Megalopus armatus*, uma espécie monófaga de megalopodíneo .

Um aspecto que chama a atenção na interação observada, refere-se ao tipo de tecido consumido pelos megalopodíneos, que é produzido no início da fase reprodutiva da planta hospedeira. Tanto os tecidos foliares (pedúnculo + veia primária) quanto o ramo caulinar reprodutivo representam, especialmente no início de reprodução, importantes regiões por onde circula uma grande quantidade de fotoassimilados, devido à mobilização de recursos das folhas para as regiões de crescimento das estruturas reprodutivas (Trumble *et al.*, 1993). O consumo destes tecidos por megalopodíneos indica que os besouros selecionam o recurso alimentar de maior valor calórico, apresentando possivelmente mecanismos especializados de detecção, à semelhança do que ocorre com muitos coleópteros fitófagos com adaptações que permitem a busca seletiva de alimentos (Pizzamiglio, 1991). *E. valerianaefolia*, por sua natureza herbácea, constituição anatômica e padrão arquitetural favorece o consumo deste recurso pelos adultos e larvas do megalopodíneo. É importante observar que as partes lignificadas da planta, ou seja, regiões basais do caule e ramos basais, nunca foram atacadas pelos herbívoros.

A lignificação e a fistulação do caule definem muito bem os espaços internos e externos à planta, de forma a criar um ambiente interno contínuo que parece ser adequado ao desenvolvimento das larvas, além de, nas fases finais, facilitar o deslocamento destas em direção ao solo onde, provavelmente, empupam. As fases larvais de insetos são

especialmente sensíveis aos problemas de dessecação e de predação (Parra, 1991) os quais, em função deste ambiente de crescimento podem estar minimizados em *E. valerianaefolia*.

A possibilidade da utilização de plantas hospedeiras depende também da sincronização dos eventos fenológicos dos organismos envolvidos na interação (Pizzamiglio, 1991). Os dados fenológicos de *A. signatus*, em ambas as localidades, indicam que os besouros apresentam uma única geração por ano sendo, portanto, univoltinos. O desenvolvimento dos adultos e das larvas ocorre no verão, que é o período mais quente e úmido nas regiões estudadas. Este período representa a época em que há maior número de plantas em florescimento nas populações de *E. valerianaefolia*, situação que para o fitófago significa, provavelmente, grande oferta de recursos disponíveis para sua utilização.

Os dados sobre os padrões de ramificação descritos em plantas atacadas por forrageadores de meristemas apicais mostram que o ataque pode acontecer em vários momentos do crescimento vegetativo das plantas hospedeiras. Desta forma, ocorre em *E. valerianaefolia* um fenômeno de rejuvenescimento do crescimento vegetativo que é relatado geralmente como deletério para outras espécies, pois pode retardar ou suprimir a reprodução sexual (Trumble *et al.*, 1993). Este efeito não se verifica em *E. valerianaefolia*, pois a longevidade das plantas atacadas por forrageadores de meristemas apicais não difere das plantas não atacadas provenientes do mesmo fluxo de recrutamento. Conseqüentemente, não ocorrem muitas alterações na época de dispersão dos seus diásporos.

No primeiro fluxo de emergência, verifica-se que somente as plantas atacadas por megalopodíneos (G_3) apresentam longevidade significativamente maior do que as plantas dos grupos G_1 e G_2 . No segundo fluxo, esta diferença significativa foi observada apenas para a população de Jundiaí. Pode-se ainda notar que, as plantas que apresentam ciclo mais longo são, predominantemente, do grupo G_3 , em todos os fluxos de emergência. Considerando a seletividade dos megalopodíneos quanto à fase de desenvolvimento das plantas, somente aquelas que iniciam a reprodução após a emergência dos besouros, tendo naturalmente um período de crescimento vegetativo mais longo, podem ser atacadas por eles. Desta forma, a duração da fase vegetativa parece explicar a diferença na longevidade observada.

Os dados do presente trabalho suportam as predições contidas na Hipótese da Planta Vigorosa (Price, 1991) sobre a preferência dos herbívoros pelas plantas hospedeiras, haja vista que a probabilidade de ataque dos fitófagos aumentou significativamente em função do aumento do tamanho das plantas. Considerando que a proporção das plantas atacadas por megalopodíneos nas classes de tamanho superiores foi muito maior do que a proporção das atacadas por forrageadores de meristemas apicais, pode-se pressupor que esta preferência por plantas maiores e, portanto, mais vigorosas, é mais pronunciada em *A. signatus*.

Os resultados das Análises de Agrupamento e de Componentes Principais ratificam esta dados pois os agrupamentos formados refletem claramente a ocorrência ou não de herbivoria. Assim, os grupos que contém plantas menos robustas e com

inflorescência apical representam predominantemente a condição de ausência de ataque, separando-se nitidamente dos agrupamentos de plantas maiores as quais são, na grande maioria, plantas atacadas. Dentre estas houve agrupamento quanto ao tipo de ataque. Para ambas as localidades, as plantas do grupo das atacadas por forrageadores de meristemas apicais eram menos robustas do que aquelas atacadas por megalopodíneos, destacando-se neste grupo, as plantas procedentes do Lageado como as mais robustas.

Segundo Preszler & Price (1995), a Hipótese da Planta Vigorosa aplica-se bem aos insetos fitófagos cujo local de oviposição e de alimentação de larvas situa-se na mesma planta, como no caso dos galhadores, amplamente estudados nas diferentes espécies arbóreas da família Salicaceae. Segundo estes autores, os galhadores exibem preferência por plantas ou módulos mais vigorosos nos quais as larvas apresentam melhor desempenho. *E. valerianaefolia* satisfaz, então, as predições da Hipótese da Planta Vigorosa pois hospeda tanto os adultos quanto as larvas, sendo provisora de recursos tanto para a alimentação quanto para a reprodução de *A. signantus*. É razoável supor que o desenvolvimento das larvas esteja estreitamente associado com o processo de crescimento da planta atacada, conforme previsto pela Hipótese da Planta Vigorosa. É interessante também observar que muitos trabalhos têm demonstrado que em situações em que insetos fitófagos adultos e suas larvas não se situam na mesma planta, não existe preferência por módulos ou plantas vigorosas (Price, 1987).

É provável que no mecanismo de preferência dos megalopodíneos, vários atributos estejam correlacionados com o tamanho da planta, à semelhança do que foi demonstrado por Price (1987) para insetos galhadores endofíticos. Da mesma forma, é

possível pensar que o diâmetro basal do eixo caulinar das plantas atacadas de *E. valerianaefolia* tenha importância fundamental para o desenvolvimento das larvas brocadoras. Neste sentido, é importante relatar que as plantas grandes apresentaram geralmente eixos caulinares com maiores dimensões.

O estatus nutricional das plantas é um outro aspecto que, associado com outros atributos, influi na escolha da planta hospedeira por herbívoros (Parra, 1991). Os dados obtidos sobre o conteúdo de nutrientes em plantas de *E. valerianaefolia* não atacadas e atacadas, de ambas as localidades, permitem avaliar este aspecto essencial da preferência demonstrada pelos fitófagos.

Dos nutrientes minerais contidos nos ramos das plantas não atacadas e atacadas, na fase inicial do desenvolvimento reprodutivo, observa-se que Manganês e Boro são os únicos elementos que ultrapassam o limite superior do padrão geral utilizado para análise de nutrientes em plantas. Este padrão é utilizado para diagnosticar deficiências de nutrientes em plantas cultivadas (Malavolta *et al.*, 1997), e é bastante adequado para análise de *E. valerianaefolia*, uma vez que foi estabelecido a partir de plantas de uma grande variedade de espécies, em fase reprodutiva

Nas plantas que se desenvolvem em solos ácidos, têm-se verificado que os teores do Manganês e também do Ferro são elevados (Malavolta, 1997). Assim, no caso das plantas estudadas, o valor elevado encontrado para o Manganês, nas localidades e nas condições analisadas, pode ser relacionado à condição de acidez do solo, que foi sempre menor que 5,1. Quanto ao Boro, todos os valores encontrados, estão acima do valor a partir do qual podem surgir problemas de toxidez em muitas espécies vegetais (> 100 ppm),

sendo a clorose ou necrose das folhas e das regiões meristemáticas, sintomas típicos de intoxicação por este elemento (Nabel & Paull, 1991). Verifica-se que em populações de *E. valerianaefolia*, nenhuma planta apresentou os sintomas que indicariam redução do crescimento vegetativo e reprodutivo. Como o teor do Boro no solo de ambas as localidades é baixo, pode-se pensar que as plantas estudadas apresentam mecanismos que tornam eficientes a sua absorção, como ocorre em plantas que são exigentes quanto ao Boro para crescimento (Marschner, 1997).

A disponibilidade do Boro diminui muito sob condição de seca, provavelmente devido, entre outras causas, à redução da mobilidade deste elemento através do fluxo de massa nas raízes. O maior conteúdo do Boro em plantas atacadas pode refletir, então, a condição de maior umidade prevalente nos sítios de estabelecimento, visto que estas plantas ocorreram predominantemente nas áreas sombreadas que foram as áreas de solo mais úmido, durante todo o ciclo de *E. valerianaefolia*.

O papel do Boro na nutrição vegetal é o menos compreendido entre todos os nutrientes minerais apesar de ser, na categoria dos micronutrientes, o mais requerido pelas plantas, principalmente no grupo das dicotiledôneas (Marschner, 1997). Parr & Loughman (1983) postularam várias funções ao Boro, muitas das quais ainda não foram convincentemente esclarecidas, sendo que as evidências provêm de plantas nas quais a deficiência ou o excesso têm sido artificialmente provocados (Marschner, 1997). Embora os mecanismos fisiológicos subjacentes não possam ser abordados, devido à insuficiência de conhecimentos e à complexidade da atuação do Boro (Marschner, 1997), há muitos registros, em condições de cultivo, de que indivíduos com maiores quantidades de

carboidratos apresentam, igualmente, maiores teores de Boro, dentro de um mesmo plantio (H. Grassi Filho, comunicação pessoal)³. Conforme Beck (1965), plantas com maior teor de Boro podem atrair os herbívoros devido a maior quantidade de carboidratos. A causa da preferência pelas plantas grandes de *E. valerianaefolia* pode ser, desta forma, a melhor qualidade calórica de seus tecidos. Esta hipótese se fortalece quando se considera que o nitrogênio não interfere na preferência observada em *E. valerianaefolia*, visto que as plantas de diferentes localidades e condição de ataque apresentam teores de nitrogênio bastante próximos.

A produção de matéria seca total e reprodutiva apresentou diferenças significativas na maioria das comparações realizadas entre os grupos de plantas não atacadas (G_1) e de plantas atacadas por forrageadores de meristemas apicais (G_2) e *A. signatus* (G_3). As plantas não atacadas eram de menor tamanho e produziram menor quantidade de estruturas reprodutivas; as plantas maiores, que produziam igualmente maior quantidade de estruturas reprodutivas, eram as atacadas por megalopodíneos. O grupo G_2 reuniu, na grande maioria dos casos, plantas de tamanho intermediário entre G_1 e G_3 . No único caso em que não houve diferença significativa entre os três grupos (entre grupos de plantas com mais de 4 g de matéria seca provenientes de Botucatu), observou-se uma nítida tendência para o aumento da matéria seca das estruturas reprodutivas no grupo G_3 . Estes mesmos resultados foram obtidos através das Análises Multivariadas (Análise de Agrupamento e Análise de Componentes Principais).

As respostas observadas em plantas após o ataque de herbívoros e que foram denominadas como induzidas por Karban & Myers (1989), dependem do nível de

³ Helio Grassi Filho, Departamento de Solos, UNESP, Botucatu

limitações estruturais e fisiológicas das plantas hospedeiras e das condições bióticas e abióticas do ambiente (Maschinski & Whitham, 1989). Neste sentido, o momento do ataque, o estágio de desenvolvimento e a quantidade de recursos disponíveis para o crescimento subsequente nas plantas atacadas, podem modificar a magnitude da resposta induzida, conforme demonstrado, por exemplo, por Hodgkinson (1974), Gedge & Maun (1992), Reichman & Smith (1991), Lennartsson *et al.* (1998), Trlica & Rittenhouse (1993) e Escarré (1996). As evidências em *E. valerianaefolia* permitem pressupor que nenhuma destas variáveis influenciaram negativamente as respostas de reiteração dos tecidos perdidos, conforme abordado a seguir.

Quanto à época do forrageamento observa-se que os dois tipos de fitófagos, especialmente o megalopodíneo, ocorreram durante o período mais favorável para o crescimento de *E. valerianaefolia*. A preferência dos fitófagos pelas plantas de tamanhos maiores aumenta também a magnitude de respostas induzidas nas populações, uma vez que as plantas de tamanhos menores, que geralmente apresentam menor capacidade de substituição dos tecidos removidos, escapam do ataque. É importante lembrar que, dentro de uma mesma época de crescimento, as plantas de tamanhos menores localizavam-se nas áreas mais desfavoráveis para o crescimento e, por extensão, desfavorável para realizar a reiteração.

O estágio de desenvolvimento das plantas influi também nas respostas compensatórias pós-ataque. Bardner & Fletcher (1974) apontam algumas fases fenológicas críticas para a reposição do tecido removido, sendo uma delas a fase reprodutiva. A vulnerabilidade das plantas à herbivoria nesta fase é documentada para muitas plantas e, no grupo das plantas anuais, isto é aceito como um padrão (Trumble *et al.*, 1993).

As plantas anuais apresentam uma nítida transição entre o crescimento vegetativo e reprodutivo (Cohen, 1971). Próximo ao florescimento, a produção de ramos vegetativos pode estar inibida pela substituição na alocação de recursos, da função vegetativa para a reprodutiva (Trumble *et al.*, 1993), sendo pequena a capacidade para produzir área foliar suficiente para suportar novos fluxos de crescimento (Benner, 1988). Por outro lado, em muitas espécies, incluindo a família Asteraceae, têm se verificado que as respostas ao ataque neste período dependem, na realidade, de interações de diversos fatores como a intensidade de ataque, a disponibilidade de recursos (Crawley, 1983), padrões de movimentação de fotoassimilados, nutrientes ou hormônios (Watson & Casper, 1984), padrão arquitetural da planta hospedeira e condições abióticas (Escarré, 1996). Desta forma, as plantas podem apresentar, sob condições favoráveis, respostas compensatórias equivalentes ou até mesmo sobrecompensatórias (Iremiren, 1987; Gedge & Maun, 1992). Para Kirkwood (1981), as plantas com padrão de crescimento anual ou determinado repõem intensamente a perda de estruturas reprodutivas por meio de realocação “suicida” de recursos, o que pode conduzir ao aumento de aptidão em plantas atacadas. Os resultados obtidos em *E. valerianaefolia*, estão de acordo com os últimos autores pois evidenciaram que plantas atacadas na fase reprodutiva produziram maior quantidade de matéria seca e o esforço reprodutivo não diminuiu, em comparação com as plantas não atacadas.

Um dos aspectos importantes para explicar este desempenho relaciona-se, possivelmente, com o aumento das ramificações, devido à mudança no padrão de crescimento, de monopodial para simpodial, o que multiplicou a quantidade dos ramos reprodutivos, conforme já referido anteriormente.

Em três espécies monocárpicas de Asteraceae, Escarré (1996) observou que a remoção de ramos reprodutivos causou intensa ramificação nas espécies que produzem um único ramo, diferindo de espécies que originariamente apresentavam muitas ramificações. Segundo ele, a arquitetura da planta desempenha um papel importante na reação ao ataque de herbívoros, de forma que, quando a estrutura é fortemente alterada, a reprodução pode ser afetada intensamente, favoravelmente ou desfavoravelmente dependendo das condições de crescimento. O aumento da ramificação tem, segundo Benner (1988), impacto potencialmente maior para as plantas que florescem nos ramos terminais, podendo estas recompor mais facilmente a perda de tecidos somáticos ou reprodutivos. Segundo Nilsson *et al.* (1996), a alta sensibilidade para ativação das gemas dormentes após episódio de ataque confere vantagens às plantas anuais, sob pressão de herbivoria constante ou variável.

Com relação à matéria seca produzida por plantas de diferentes grupos (G_1 , G_2 e G_3), os resultados ratificam a preferência dos fitófagos por plantas de tamanhos maiores, principalmente no caso das plantas atacadas por megalopodíneos. Embora os novos ramos produzidos possam incrementar a matéria seca vegetativa, pode-se observar que, no momento do ataque por estes besouros, o potencial para o crescimento vegetativo das plantas atacadas já não existia, haja vista a natureza exclusivamente reprodutiva dos novos ramos reiterados. Portanto, a maior quantidade de matéria seca vegetativa neste grupo de plantas pode ser entendida como causa da preferência e não como consequência do ataque. Por outro lado, para as plantas G_2 , principalmente as que sofreram o ataque nas fases iniciais do crescimento vegetativo, o aumento da matéria seca vegetativa pode ser atribuído

à herbivoria, visto que as plantas deste estágio fenológico estão fisiologicamente ativas para promover intenso desenvolvimento vegetativo, principalmente em plantas anuais de rápido crescimento, como é o caso de *E. valerianaefolia*.

A herbivoria estudada em *E. valerianaefolia* é, desta forma, seletiva para o tamanho da planta, apoiando a Hipótese da Planta Vigorosa. O ataque dos fitófagos não causa nenhuma redução no desempenho das plantas, detectando-se a ocorrência de respostas compensatórias equivalentes ou sobre-compensatórias. Este fato está claramente expresso nas comparações do esforço reprodutivo de plantas não atacadas *versus* plantas atacadas. Os dados deste estudo mostram que os ajustes entre os diferentes fatores tais como oportunidade de crescimento das plantas, danos às regiões meristemáticas, momento de ataque e a elevada capacidade de reativação das gemas axilares em *E. valerianaefolia*, afetam a produção da biomassa vegetativa ou reprodutiva, sendo potencialmente importantes para interferir na aptidão das plantas atacadas.

CONCLUSÕES

A natureza herbácea, a arquitetura, a anatomia, e a fenologia são características que tornam *Erechtites valerianaefolia* (*Asteraceae*) provedora de condições para suportar insetos exógenos e endógenos, com os quais constitui um sistema biológico aparentemente integrado e reciprocamente ajustado. A probabilidade de ataque dos herbívoros aumenta com o tamanho das plantas hospedeiras, podendo-se aplicar adequadamente ao sistema as predições contidas na Hipótese da Planta Vigorosa. As características do micro-sítio de estabelecimento, não restritivas ao crescimento vigoroso das plantas, promovem, da mesma forma, boa resposta na reiteração dos módulos na fase pós-ataque. Mudanças na arquitetura, longevidade de *E. valerianaefolia* decorrentes da atividade de *Agatomerus signatus* (Megalopodinae, Chrysomelidae) e dos forrageadores de meristemas apicais podem gerar, desta forma, respostas compensatórias equivalentes ou sobre-compensatórias nas plantas atacadas. A observância da ausência da sub-compensação indica que a aptidão se mantém ou, até mesmo, aumenta, em plantas associadas a herbívoros.

Referências bibliográficas

- ABRAHAMSON, B., GADGIL, M. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago compositae*). **Am. Nat.**, v. 107, p. 651-63, 1973.
- ALMEIDA, F. M. **Fundamentos geológicos do relevo paulista**. São Paulo: Instituto Geografia e Geologia, 1964. p. 167-258.
- ARMSTRONG, D. G., BLAXTER, K.L., WAITE, R. The evaluation of artificially dried grass as a source of energy for sheep. III. the prediction of nutritive value from chemical and biochemical measurements. **J. Agric. Soc.**, v. 62, 417, 1964.
- BAKER, H. G. The evolution of weeds. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 5, p. 1-24, 1974.
- BARDNER, R., FLETCHER, K. E. Insect infestations and their effects on the growth and yield of field crops: a review. **Bull. Entomol. Res.**, v.64, p. 141-60, 1974.
- BAZZAZ, F.A., MORSE, S.R. Annual plants: potential responses to multiple stresses. In: MOONEY, H.A, WINNER, W.E., PELL, E.J. (Ed.). **Responses of plant to multiple stresses**. New York: Academic Press, cap. 13, p. 283-305, 1991.
- BEAN, E. W. The influence of light intensity upon the growth of a S.37 cocksfoot (*Dactylus glomerata*) sward. **Ann. Bot.**, v.28, p.427-43, 1964.
- BECK, S. T. Resistance of plants to insects. **Ann. Rev. Entomol.**, v.10, p.207-32, 1965.
- BECK, S. D., SCHOONHOVENM, L.M. Insect behavior and plant resistance. In:

- MAXELL, F.G., JENNINGS, P.R. **Breeding plant resistant to insects**. New York: J. Wiley & Sons, 1980. p.115-35.
- BELSKY, A.J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. **Am. Nat.**, v.127, p.870-92, 1986.
- BELSKY, A. J. The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. **Am. Nat.**, v. 129, p. 777-83, 1987.
- BELSKY, A. J., CARSON, W. P., JENSEN, C. J., FOX, G. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? **Evol. Ecol.**, v. 7, p.109-121, 1993.
- BENNER, B. L. Effects of apex removal and nutrient supplementation on branching and seed production in *Thlaspi arvense* (Brassicaceae). **Am. J. Bot.**, v. 75, n. 5, p. 645-51, 1988.
- BERGELSON, J., CRAWLEY, M. J. Herbivory and *Ipomopsis aggregata*: the disadvantage of being eaten. . **Am. Nat.**, v. 139, p. 870-82, 1992.
- BERGELSON, J., JUENGER, T., CRAWLEY, M. S. Regrowth following herbivory in *Ipomopsis aggregata*: compensation but not overcompensation. . **Am. Nat.**, v. 48, n. 4, 744-55, 1996.
- BERNAYS, E. A., GRAHAM, M. On the evolution of host specificity in phytophagous insects. **Ecology**, v. 69, p. 345 -71, 1988.
- BINNIE, R. C., CLIFFORD, P. E. Effects of some defoliation and decapitation treatments on the productivity of french beans. **Ann. Bot.**, v. 46, p. 811-13, 1980.
- BROVDII, V. M. The main trends and stages of evolution of trophic links of the leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the USSR. **Entomol. Obozr.**, v. 64, p.

285-94, 1985.

BROWN, B. J., ALLEN, T. F. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos*, v. 54, p. 189-94, 1989.

BROWN, V. K. GANGE, A.C., EVANS, I. M., STORR, A. L. The effect of insect herbivory on the growth and reproduction of two annual *Vicia* species at different stages in plant succession. *J. Ecol.*, v.75, n.4, p.1173-90, 1987.

CARVALHO, W. A., ESPÍNDOLA, C. R., PACCOLLA, A. A. Levantamento de solos da Fazenda Lageado, Estação Experimental "Presidente Médici". *Bol. Ciênc. Fac. Ciênc. Agron.*, p. 1-95, 1983.

CASTRO, J. A. *A terra dos bons ares*. Botucatu, s.n., 1966. 69p.

CHEW, R. M. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative energetics. *Ohio J. Sci.*, v. 74, p.359-69, 1974.

CRAWLEY, M. J. On the consequences of herbivory. *Evol. Eco.*, v.7, p.124-5, 1983.

CRAWLEY, M. J. Plant-herbivore dynamics. In: _____(Ed.). *Plant ecology*. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 1997.

COHEN, D. Maximizing final yield when growth is limited by time or by limiting resources. *J. Theor. Biol.*, v.33, p. 299-307, 1971.

BRASIL. Ministério da Agricultura. Centro nacional de Ensino e Pesquisas Agrônomicas. Comissão de Solos. **Levantamento de reconhecimento dos solos do estado de São Paulo**: contribuição à carta de solos do Brasil. Rio de Janeiro, 1960. 634p.

- CURI, P. Análise de componentes principais. In: CURI, P. **Análise multivariada**. Botucatu, : Faculdade de Ciências Médicas Veterinária e Zootecnia, 1991. Cap. 5, p. 67-79. (Mimeogr.).
- DIRZO, R. Herbivory: a phytocentric review. In: DIRZO, R & SARUKHÁN, J. (Ed.). **Perspectives on plant population ecology**. Massachusetts, Sinauer Associates, 1984. p. 141-65.
- EBERHARD, W.G., MARIN, M.C. Sexual behavior and the enlarged hind legs of males *Megalopus armatus* (Coleoptera, Chrysoelidae, Megalopodinae). **J. Kans. Entomol. Soc.**, v. 69, p. 1-8, 1996.
- ESCARRÉ, J. LEPART, J. SENTUD, J. J. Effects of simulated herbivory in tree old field Compositae with different inflorescence architectures. **Oecologia**, v. 105, p. 501-8, 1996.
- FERRI, M.G. Ecologia dos cerrados. In: **SIMPÓSIO SOBRE O CERRADO: BASES PARA UTILIZAÇÃO AGROPECUÁRIA**, 4, 1977.
- FITTER, A. Nutrient acquisition. In: CRAWLEY, M.J. (Ed.) **Plant ecology**. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 1997. cap. 3, p. 51-72, 1997.
- GARRISH, R.S., LEE, T.D. Physiological integration in *Cassia fasciculata*: inflorescence removal and defoliation experiments. **Oecologia**, v. 81, p.279-84, 1989.
- GEDGE, K. E., MAUN, M. A. Effects of simulated herbivory on growth and reproduction of two beach annual, *Cakile edentula* and *Crispermum hysopifolium*. **Can. J. Bot.**, v. 70, p.2467-75, 1992.
- GOEDEN, R. D. Biological control of weeds. In: CLAUSEN, C.P. (Ed) **Introduced**

- parasites and predators of arthropod pests and weeds: a world review.** Washington: Agricultural Research Service, 1987. p. 357-414.
- HAILE, F.J., HIGLEY, L.G., SPECHT, J.E. Soybean cultivars and insect defoliation: yield loss and economic injury levels. **Agron. J.**, v. 90, p.344-52, 1998.
- HARTLEY, S. E., JONES, C.G. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. In: CRAWLEY, M.J. (Ed.) **Plant ecology**. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 1997, cap. 10, p. 284-324.
- HARPER, J. L. **Population biology of plants**. London: Academic Press, 1977. 892p.
- HARPER, J. L., WILLIAMS, J. T., SAGAR, G. R. The behavior of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. **J. Ecol.**, v. 53, p. 273-86, 1965.
- HARPER, J.L., OGDEN, J. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. **J. Ecol.**, v. 58, p. 681-98, 1970.
- HODGKINSON, K.C. Influence of partial defoliation on photosynthesis, photorespiration and transpiration by lucerne leaves of different ages. **Aust. J. Plant. Physiol.**, v.1, p.561-78, 1974.
- HUTCHINGS, M. J. The structure of plant population. In: CRAWLEY, M.J. (Ed.) **Plant ecology**. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 1997, cap. 11, p. 325-58.
- INOUYE, D.W. The consequences of herbivory: a mixed blessing for *Jurinea mollis* (Asteraceae). **Oikos**, v.39, p.269-72, 1982.
- IREMIREN, G. O. Effects of artificial defoliation on the growth and yield of okra

259p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.

MALAVOLTA, E., VITTI, G.C., OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. 2ed. Piracicaba: POTAFOS, 1997. 201p.

MARIKO, S., HOGETSU, K. Analytical studies on the responses of sunflower (*Helianthus annuus*) to various defoliation treatments. **Ecol. Res.**, v.2, p. 1-17, 1987.

MARQUIS, R. J. Intra-crown variation in leaf herbivory and seed production in striped maple, *Acer pensylvanicum* L. (Asteraceae). **Oecologia**, v. 77, p. 52-5, 1988.

MARQUIS, R. J. Plant architecture, sectoriality and plant tolerance to herbivores. **Vegetatio**, v. 127, p. 85-97, 1996.

MARSCHNER, M. **Mineral nutrition of higher plants**. 2ed. New York: Academic Press, 1997. p. 380-96.

MARSHALL, C., SAGAR, G. R. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. **Ann. Bot.**, v. 29, p. 365-70, 1965.

MASCHINSKI, J.; WHITHAM, T.G. The *continuum* of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient, availability, and timing. **Am. Nat.**, v.134, p.1-19, 1989.

MATTSON Jr, W. , ADDY, N. D. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. **Science**, v. 190, p.515-22, 1975.

MATTSON Jr, W. J. Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v.11, p. 119-61, 1980.

MCNAUGHTON, S.J. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. **Am. Nat.**, v.113, p.691-703, 1979.

MCNAUGHTON, S.J. Compensatory plant growth as a response to herbivory. **Oikos**, v.40, p.329-36, 1983.

MCNAUGHTON, S.J. On plants and herbivores. **Am. Nat.**, v.128, p.765-70, 1986.

MEIDNER, H. The effect of kinetin of stomatal opening and the rate of intake of carbone dioxide in mature primary leaves of barley. **J. Exp. Bot.**, v. 18, p.556-61, 1967.

MEIJDEN, E., van der, WAALS-KOOI, R. E., van der. The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system. I. reproductive strategy and the biennial habit. **J. Ecol.**, v. 67, p.131-53, 1979.

MEIJDEN, E, van der, WIJN, M., REV.KAAR, H, J, Defense and regrowth: alternative plant strategies in the struggle against herbivores. **Oikos**, v. 51, p.355-63, 1988.

MILLER, T. E. Effects of emergence time on survival and growth in an early old-field plant community. **Oecologia**, v. 72, p. 272-8, 1987.

MULLIGAN, G. A. Recent colonization by herbaceous plants in Canada. In: BAKER, H. G., STEBBINS, G. L. **The genetics of colonizing species**. New York: Academic Press, 1965. p. 127-43.

- NABLE, R. O., PAULL, J. G. Mechanism of genetics of tolerance to boron toxicity in plants. **Curr. Top. Plant Biochem. Physiol.**, v. 10, p. 257-73, 1991.
- NILSSON, P., TUOMI, J., ASTROM, M. Bud dormancy as a bet-hedging strategy. **Am. Nat.**, v.147,p.269-81, 1996.
- OLSON, B. E., RICHARDS, J. H. Annual replacement of the tillers of *Agropyron desertorum* following grazing. **Oecologia**, v. 76, p.1-6, 1988.
- OWEN, D. F. How plants may benefit from animals that eat them? **Oikos**, v. 35, p.230-5, 1980.
- OWEN, D. F.; WIEGERT, R.G. Do consumers maximize plant fitness? **Oikos**, v.27, p.488-92, 1976.
- PAIGE, K. N. WHITHAM, T.G. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. **Am. Nat.**, v.129, p.407-16, 1987.
- PARR, A. J., LOUGHMAN, B. C. Boron and membrane functions in plants. In: ROBB, D. A., PIEPOINT, W. S. **Metals and micronutrients: uptake and utilization by plants**. London: Academic Press, 1983. p. 87-107.
- PARRA, J. R. P. Consumo e utilização de alimentos por insetos. In: PANNIZI, A. R., PARRA, J. R. R. (Eds) **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole, 1991. p. 9-66.
- PIANKA, E. R. **Evolutionary ecology**. 5ed. New York: Harper Collins College Publishers, 1994. 486p.
- PINTO, H. S. Clima da Serra do Japi. In: MORELLATO, L. P. C. (Org.) **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste**

- do Brasil. Capinas: Editora da UNICAMP / FAPESP, 1992. Cap. 3, p.30-9.
- PIZZAMIGLIO, M. A. Ecologia das interações inseto / planta. In: PANNIZZI, A. R., PARRA, J. R. P. (Eds) **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole, 1991. Cap. 4, p. 101-32.
- PRESZLER, R. W., PRICE, P. W. A test of plant-vigor, plant-stress, and plant-genotype effects on leaf-miner oviposition and performance. **Oikos**, v. 74, p. 485-92, 1995.
- PRICE, P.W. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. **Oikos**, v.62, p.244-251, 1991.
- PRIMACK, R. B. Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (Plantaginaceae). **Am. Nat.**, v. 114, p. 51-62, 1979.
- PRIMACK , R. B., RITTENHOUSE, A. R., AUGUST, P. V. Components of reproductive effort and yield in goldenrods. **Am. J. Bot.**, v. 68, p. 855-8, 1981.
- RAIJ, B. van. **Fertilidade do solo e adubação**. São Paulo: Ceres, 1991. 340p.
- RAUSHER, M., FEENY, P. Herbivory, plant density and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. **Ecology**, v. 61, p. 905-17, 1980.
- REICHMAN, O. J., SMITH, S. C. Responses to simulated leaf and root herbivory by a biennial *Tragopogon dubius*. **Ecology**, v. 72, p. 116-24, 1991.
- RESENDE, M., CURI, N., SANTANA, D. P. **Pedologia e fertilidade do solo: interações e aplicações**. Brasília: MEC / ESAL / POTAFOS, 1988. 83p.

- RODRIGUES, R. R., MORELLATTO, L. P. C., JOLY, C. A., LEITÃO FILHO, H.F. Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua, na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Ver. Bras. Bot.**, v. 12, p. 71-84, 1989.
- ROSENTHAL, J.P.; KOTANEN, P.M. Terrestrial plant tolerance to herbivory. **Trends Ecol.Evol.**, v.9, p.145-8, 1994.
- SANTORO, E., MACHADO JR., D. L. Elementos geológicos da Serra do Japi. In: MORELLATO, L. P. C. (Org.). **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Campinas: Editora da UNICAMP / FAPESP, 1992. cap. 2, p.24-9.
- SHELDON, J. C. The behaviour of seeds in soil. III. The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface lying seeds. **J. Ecol.**, v. 62, p. 47-66, 1974.
- SIMPSON, S. J., ABISGOLD, J. D. Compensation by locuts for changes in dietary nutrients: behavioral mechanisms. **Physiol. Entomol.** , v. 10, p. 443-52, 1985.
- SNEATH, P.H.A., SOKAL, R. R. **Numerical taxonomy**. San Francisco: W. H. Freeman, 1973. 573p.
- SPRUGEL, D.G., HINCKLEY, T. M., SCHAAP, W. The theory and practice of branch autonomy. **Annu. Rev. Ecol.Syst.**, v. 22, p.309-34, 1991.
- STRONG, D. R., LAWTON, J.H., SOUTHWOOD, R. **Insects on plants: community patterns and mechanisms**. Cambridge: Harvard University Press. 1984. 313p.
- SYMONIDES, E. Population dynamics of annual plants. In: DAVY, A. J., HUTCHINGS, M. J., WATKINSON, A. R. **Plant population ecology**. Oxford:

- Blackwell Scientific, 1988. cap. 12. p. 221-48.
- SZUJECKI, A. **Ecology of forest insects**. Dordrecht: W. Junk, 1987. v.6, p. 1-111. (Series Entomologicas).
- TORREY, J. G. Root hormones and plant growth. **Annu. Rev. Plant Physiol.**, v.27, p. 435-59, 1976.
- TRLICA, M. J., RITTENHOUSE, L. R. Grazing and plant performance. **Ecol. Appl.**, v. 3, p. 21-23, 1993.
- TRUMBLE, J.T., KOLODNY-HIRSCH, D.M., TING, I. P. Plant compensation for arthropod herbivory. **Annu. Rev. Entomol.**, v.38, p.93-119, 1993.
- TUBELIS, A. NASCIMENTO, F. J. L., FOLONI, L. L. **Parâmetros climáticos de Botucatu**. Botucatu: 1971. 25p. (Mimeogr.).
- TUOMI, J., NILSSON, P., ASTROM, M. Plant compensatory responses - bud dormancy as adaptation to herbivory. **Ecology**, v.75, p.1429-36, 1994.
- TURKINGTON, R. Plasticity in growth and patterns of dry matter distribution of two genotypes of *Trifolium repens* growth in different environments of neighbours. **Can. J. Bot.**, v. 61, p. 2186-94, 1983.
- WATKINSON, A. R. Plant population dynamics. In: CRAWLEY, M.J. (Ed.) **Plant ecology** 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 1997. cap. 12, p. 359-400, 1997.
- WATSON, M. A., CASPER, B. B. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 15, p. 233-58, 1984.
- WEISS, C. , VAADIA, Y. Kinetin-like activity in root apices of sunflower plants.

Life Sci,v.4, p.1323-6, 1965.

- WHITE, T.C.R. An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. **Ecology**, v.50, p.905-9, 1969.
- WHITE, T.C.R. Plant metamerism. In: DIRSO, R. ,SARUKHÁN, J. **Perspective on plant population ecology**. Sunderland: Sinauer Associates,1984. p.15-47.
- WHITHAM, T. G. Individual trees as a heterogeneous environments: adaptation to herbivory or epigenetic noise. In: DENNO, R.F., DINGLE, H. **Insect life history patterns: habitat and geographic variation**. New York: Springer Verlag, 1981. p. 9-27.
- WHITHAM, T., MASCHINSKI, J., LARSON, K.C., PAIGE, K.N. Plant responses to herbivory: the *continuum* from negative to positive and underlying physiological mechanisms. In: PRICE, P.W. (Eds.) **Plant animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions.**, cap. 11, p. 227-56, 1990.
- WILSON, F. The biological control of weeds. **Annu. Rev.Ent.**, v. 9, p. 225-44, 1964.
- YU, P. Y., YANG, X. Biological studies on *Temnaspis nankinea* (Chrysomelidae: Megalopodinae). In: JOLIVET, P. H. (Eds) **Novel aspects of the biology of Chrysomelidae**. Serie Entomologica, v. 50, p. 527 – 31, 1994.
- HARPER, J. L. **Population biology of plants**. London, Academic Press. 1977 892p.
17^a. reimpressão.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 3 ed. New Hersey: Prentice hall International, 1996.
718p.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SECÃO CIRCULANTE