

PADRÕES DE ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO TEMPORAL
DE INSETOS HERBÍVOROS DE VIDA LIVRE EM *Tabebuia ochracea*
(BIGNONIACEAE).

Sérvio P. Ribeiro¹

Hélcio R. Pimenta¹

ABSTRACT

Patterns of abundance and temporal distribution of
free living herbivorous insects *Tabebuia ochracea*
(Bignoniaceae).

Insect herbivores were counted on three plants, weekly, in the Estação Ecológica of the Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil. Specialist sucking insects predominated and had strong sazonal variation in response to plant phenology.

Population decline of herbivorous insects was a consequence of leaf fall. The period of higher abundance of insect herbivores coincided with leaf flushing period. Chewing insects preferred young leaves, whereas we did not detect any preference for sucking insects. Small, young leaves were better defended against sucking insects due to higher trichome density.

RESUMO

Este trabalho teve como objetivo identificar padrões de abundância e distribuição temporal de herbívoros de vida livre em *Tabebuia ochracea* e as respostas destes à fenologia da planta.

Foram contados, semanalmente, de outubro de 1986 a outubro de 1988, os insetos herbívoros de três plantas da Estação Ecológica da UFMG. Nos indivíduos de *T. ochracea* estudados houve uma predominância de insetos sugadores especialistas. As populações destes insetos sofreram fortes variações sazonais, sendo a fenologia das plantas o principal fator determinante destas.

Recebido em 13/11/90

¹ Departamento de Biologia Geral, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais. Caixa Postal 2486, 30161 Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

Grande parte da proteção das folhas de *T. ochracea* não se deu como resposta à pressão seletiva de herbivoria, mas sim como consequência da fenologia da planta. Neste contexto a caducifolia foi o principal fator de controle das populações de fitófagos em *T. ochracea*. A maior abundância de fitófagos durante o ano esteve associada a épocas com folhas novas. Os principais insetos sugadores de *T. ochracea* apresentaram picos reprodutivos poucos meses após o reaparecimento das folhas na planta, após a floração, o que coincidiu com período de folhas novas, ou novas e maduras. Não há evidências sobre o papel destas folhas novas na ocorrência destes picos. Insetos mastigadores tiveram preferência alimentar por folhas novas. Os tricomas foliares tiveram uma função de defesa contra os insetos sugadores, sendo que esta defesa foi mais eficiente em folhas pequenas devido à maior densidade de tricomas nestas.

INTRODUÇÃO

Insetos e plantas interagem amplamente na natureza. Estima-se que existem cerca de 792.000 espécies de insetos no mundo, sendo 361.000 destas de insetos herbívoros que se alimentam sobre aproximadamente 308.000 espécies de plantas clorofiladas (STRONG *et al.*, 1984). O impacto causado por alguns insetos herbívoros pode influenciar no "fitness" da planta hospedeira. Sabe-se de diversas formas de defesas desenvolvidas pelas plantas para minimizar este impacto dos insetos (DIRZO, 1984), mas são recentes os trabalhos científicos que tentam explicar os mecanismos ecológicos e evolutivos aqui envolvidos (e.g. FEENY, 1976; RHOADES & CATES, 1976; STRONG *et al.*, 1984; MATTSON *et al.*, 1988). Estudos de sistemas tropicais, por sua vez, são mais recentes e exigem explicações além das propostas até então (COLEY, 1983). A maioria destes estudos consideram insetos fitófagos de forma generalizada, não discriminando os diferentes impactos que cada guilda de fitófagos provoca na planta. Insetos sugadores, por exemplo, podem compor a maior parte dos indivíduos e da biomassa de insetos de uma planta (STRONG *et al.*, 1984), mas seu dano é de difícil quantificação, sendo, então muitas vezes nem considerado.

Fatores climáticos podem influenciar a sobrevivência e dinâmica de populações de insetos herbívoros (e.g. SINGER, 1972; DIXON, 1976; KARBAN, 1987). Entretanto, fatores intrínsecos das espécies vegetais hospedeiras, como a fenologia e estratégias de defesa são de importância fundamental nas dinâmicas de populações e estruturação de comunidades de fitófagos (HODKINSON & HUGHES, 1982; STRONG *et al.*, 1984).

A maioria dos estudos de defesa de plantas contra insetos herbívoros têm-se concentrado na área da química secundária (e.g. FEENY, 1976; ZUCKER, 1983; HASLAM, 1988; BERNAYS & GRAHAM, 1988), sendo dada menor importância a aspectos morfológicos, fenológicos e fisiológicos, como por exemplo a proteção mecânica das folhas e tricomas protetores (JUNIPER & JEFFREE, 1983; WOODMAN & FERNANDES, 1990). Da mesma maneira, a variabilidade inter e intra-individual de uma espécie de planta, de-

terminada por variações nas defesas acima citadas, características nutricionais e morfologia se mostra também como uma forma de proteção (EDMUNDS & ALSTAD, 1978; WHITHAM, 1983; DIRZO, 1984).

Observações em *Tabebuia ochracea* mostraram que esta planta apresenta picos fenológicos bem distintos, que determinam a distribuição temporal dos insetos herbívoros de vida livre (não galhadores e não minadores) nas folhas. Extensos danos são observados nas folhas novas, mas são menores em folhas mais pubescentes. Mediante estas informações, mostrou-se importante responder às seguintes questões básicas relativas à herbivoria em *T. ochracea*.

1. Diferenciar os insetos fitófagos de vida livre em folhas de *T. ochracea* como especialistas ou generalistas, caracterizando-os ainda como sugadores ou mastigadores.

2. Determinar as variações sazonais de abundância da guil-da de sugadores e mastigadores, bem como das espécies mais numerosas.

3. Verificar a influência da fenologia da planta nestas variações.

4. Verificar a influência da idade das folhas nas variações sazonais dos insetos herbívoros observados.

Estas informações são cruciais para o desenvolvimento de estudos detalhados dos mecanismos ecológicos e processos evolutivos que influenciam a comunidade de insetos herbívoros associados à *T. ochracea*.

PLANTA HOSPEDEIRA

A espécie escolhida para este trabalho, *T. ochracea* (Cham) Standley, ipê amarelo, é típica dos cerrados (GOODLAND & FERRI, 1979), sendo, entretanto, encontrada em áreas de ecótono e estágios iniciais de sucessão de mata (S.P. Ribeiro, obs. pessoal). É uma espécie caducifolia, perdendo praticamente todas folhas no início de setembro.

Florações explosivas ocorrem em indivíduos sexualmente desenvolvidos, poucos dias após a perda das folhas. Em outubro surgem botões vegetativos em todos os galhos, ficando durante uma ou duas semanas a planta totalmente coberta por folhas novas. Passados dois a três meses, aparecem novos botões vegetativos e há uma nova folhagem. Portanto, de janeiro a março há indivíduos com um grande número de folhas novas e maduras ao mesmo tempo (normalmente com dois meses as folhas já apresentam textura e coloração de folhas maduras). Este padrão pode variar, existindo plantas nas quais este novo grupo de botões vegetativos aparece espalhado ao longo de meses e contínuo com a primeira folhagem (Queiróz, C.G.S., com. pessoal). A existência de folhas novas e maduras em um mesmo período permite uma

avaliação clara do impacto de herbívoros em folhas de idades diferentes.

As folhas de *T. ochracea* são compostas, normalmente penta-folioladas, bastante duras. Estudos fitoquímicos destas folhas evidenciaram alcalóides, flavonóides, esteróides, fenóis, iridóis, ácidos orgânicos e triterpenóides, estes últimos compondo até um por cento da folha. Estas folhas apresentam também densa pilosidade, composta de tricomas glandulares secretores de carbonato de cálcio e tricomas protetores (RIBEIRO *et al.*, 1988). Uma outra característica de suas folhas é a alta variabilidade de tamanho. Há, por exemplo, em um mesmo indivíduo, folhas de mesma idade e maduras, mas de tamanhos bem diferentes. As folhas pequenas são menos duras e tem maior número de tricomas/área que as folhas grandes (Ribeiro & Pimenta, em preparação).

HERBÍVOROS

Os insetos sugadores são extremamente abundantes nas folhas de *T. ochracea*. Entre estes há pelo menos três espécies de cicadelídeos (Homoptera) pertencentes ao gênero *Rhabdotalebra*, sendo que duas ainda não foram descritas (Ruppel, R., com. pessoal). Estas espécies estão presentes em grande número nas plantas estudadas. Outro inseto bastante abundante é o sugador *Tingis tecomae* Monte, 1940 (Heteroptera, Tingidae). Sua ocorrência é fortemente determinada pelo enrolamento parcial de alguns folíolos, dentro do qual, normalmente estes insetos se encontram (Ribeiro & Pimenta, em preparação). *Trybomia* sp. (Thysanoptera) é também bastante abundante.

Dos insetos mastigadores *Oedionychus* sp. (grupo em revisão, White, R.E., com. pessoal) (Coleoptera, Chrysomelidae) é bastante comum, atacando preferencialmente folhas novas. A maioria dos danos foliares de mastigação (perfurações desuniformes e pequenas, iniciadas pela epiderme superior) são causadas por estes insetos. Ocorre também, em grande abundância, larvas de uma espécie de Lepidoptera (espécie não identificada, provavelmente Attacidae), que formam abrigos comunitários com teia, em agrupamentos de folhas. Estes abrigos contêm aproximadamente 15 indivíduos. Estes insetos comem várias folhas por inteiro, o que torna difícil a quantificação de seu dano sem manipulação.

MATERIAIS E MÉTODOS

As plantas estudadas se encontram na Estação Ecológica da UFMG (19° 52'S, 43° 58'W), dentro dos limites da cidade de Belo Horizonte, MG, numa região em estágio inicial de sucessão de mata, ao lado de uma mata secundária. Este local apresenta sete indivíduos de *T. ochracea*, variando de dois a seis metros

de altura, em uma área de cerca de 1000 metros quadrados. Com exceção de um indivíduo que está dentro da mata, todos demais estão em área de sucessão. Deste espécimes três foram selecionados para observações sistemáticas dos insetos. Dois de cerca de quatro metros de altura, estão distanciados dois metros um do outro. O terceiro espécime, de dois metros de altura, está a sete metros destes. A 200 metros desta área, junto a uma estrada de acesso à Estação, há cinco espécimes de quatro metros de altura. Estes foram utilizados para coletas suplementares.

Para localizar fitófagos polífagos que seriam encontrados em *T. ochracea* e em outras plantas da área, foram realizadas coletas de insetos na vegetação adjacente aos ipês estudados. Foram usados três métodos de coleta de insetos (varredura, guarda-chuva entomológico e coleta de galhos inteiros), bem como observações diretas. Também foram feitas coletas com guarda-chuva entomológico em *T. ochracea* de outros locais, afim de verificar ocorrência de espécies comuns aos ipês da Estação Ecológica.

Os levantamentos e estudos da variação sazonal dos insetos fitófagos foram feitos semanalmente (parte da manhã), de outubro de 1986 a outubro de 1988. Todas as folhas dos galhos até dois metros de altura foram observadas. Os insetos encontrados nas folhas foram contados e, quando desconhecidos, coletados para montagem de uma coleção de referência.

As mudanças fenológicas das plantas estudadas foram registradas ao longo de todo período de contagem de insetos. De junho de 1987 a outubro de 1988 as folhas observadas foram contadas, afim de determinar a importância da queda das folhas nas variações dos insetos sugadores e mastigadores e das espécies mais abundantes e frequentes.

As folhas observadas dos três indivíduos de *T. ochracea* foram discriminadas como novas ou maduras para verificar se existia diferença entre fitófagos nestes dois tipos de recursos. As folhas foram consideradas novas até apresentarem textura e coloração de folhas tipicamente maduras, o que ocorria cerca de dois meses após o nascimento da folha. De janeiro a março de 1988, período com ocorrência simultânea de folhas novas e maduras, os insetos contados foram registrados considerando as localizações destes sobre um ou outro tipo de folha.

RESULTADOS

Levantamento e ocorrência de insetos generalistas e especialistas

A fauna de fitófagos de *T. ochracea* consistiu principalmente de especialistas, seja tanto sugadores quanto mastigadores. Dos herbívoros observados nas plantas estudadas (aproximadamente 104 espécies), apenas 16 espécies foram frequentes em mais de 10% dos 25 meses de observação (Quadro 1). Destas, 12 eram

sugadores (nove famílias diferentes), e quatro eram mastigadores [três espécies de Chrysomelidae (Coleoptera) e uma de Lepidoptera]. Apenas uma espécie de Coreidae (Heteroptera) e *Trybomia* sp. (Thysanoptera) (sugadores), e uma de Alticinae (Coleoptera) (mastigador) eram generalistas. As demais eram especialistas ou pelo menos oligófagas (Quadro 1).

Os sugadores mais frequentes foram *Rhabdotalebra* spp., *Tingis tecomae* e *Trioxa* sp. (Homoptera, Psyllidae) (espécie não descrita, Hodkinson, I., com. pessoal). Esta última, ao contrário das demais, apesar de freqüente ocorreu em muito baixa abundância.

Entre os mastigadores, as larvas de Lepidoptera sp. 1 e *Oedionychus* sp. foram bastante freqüentes e abundantes. O outro crisomelídeo especialista, *Dorynota* sp., teve baixa freqüência ao longo de todo período.

Variação sazonal dos insetos herbívoros e fenologia da planta hospedeira.

Foram observadas enormes diferenças entre as curvas de abundância de sugadores e mastigadores (Figura 1). Em geral, as populações de insetos fitófagos sugadores nas plantas estudadas foram univoltíneas. Os picos de sugadores aconteceram em períodos de folhas novas, ou novas e maduras. A curva de mastigadores não mostrou o mesmo padrão devido ao fato de Lepidoptera sp. 1 apresentar um padrão bivoltino e ser muito abundante em períodos de folhas maduras (veja adiante). Com exceção desta espécie, todas as outras analisadas apresentaram picos em períodos de folhas novas ou novas e maduras. Esta associação da abundância dos insetos herbívoros com períodos de elevada abundância de folhas mostra uma forte dependência destes insetos com este tipo de alimento.

Poucas espécies foram muito abundantes, sendo a maioria delas especialistas. A curva de variação sazonal de insetos sugadores foi definida quase todo tempo pela variação de *Rhabdotalebra* spp. (Figura 2). Este gênero correspondeu a 65,79% de todos os insetos contados nos dois anos de trabalho. Outro inseto sugador abundante foi *T. tecomae*, que vive normalmente associado a folhas cujos folíolos ficam parcialmente enrolados, criando assim uma espécie de abrigo. Por ser difícil desenrolar estes folíolos sem destruí-los, poucas folhas com este tipo de dano foram observadas. Assim, não foi representada a variação sazonal de *T. tecomae* separadamente por estar a espécie subestimada nesta metodologia. Entretanto, coletas com guarda-chuva entomológico e coletas de galhos inteiros de outros indivíduos da planta hospedeira apresentaram sempre elevada quantidade de *T. tecomae*.

Como os sugadores predominam em número sobre os mastigadores, podemos verificar que *Rhabdotalebra* spp. e talvez também *T. tecomae*, influenciam fortemente os padrões de abundância da guilda de fitófagos de vida livre.

Rhabdotalebra spp. atingiram picos populacionais dois a três meses após o ressurgimento das folhas, depois dos períodos de floração. Após este momento de abrupto crescimento, o número de indivíduos diminui lentamente durante o período de fo-

lhas maduras. Neste período de declínio populacional as folhas tornaram-se senescentes (julho), até que ocorreu abscisão destas (agosto-setembro). Podemos observar que estes picos de abundância de *Rhabdotalebra* spp. são, em grande parte, determinados pelo elevado número de ninfas (Figura 2b).

Entre os mastigadores, foram muito abundantes os especialistas *Lepidoptera* sp. 1, cuja ocorrência era concentrada a alguns meses. As larvas de *Lepidoptera* sp. 1 não responderam a nenhum estágio fenológico específico das plantas. Tiveram comportamento bivoltino, aparecendo de forma repentina, no meio do ano e um pouco antes, permanecendo nas plantas por cerca de dois meses (Figura 3a), quando então empupavam no solo.

Oedionychus sp. ocorreu nas plantas estudadas por quase todo período de observação, inclusive em períodos de abscisão foliar, quando haviam pouquíssimas folgas nas plantas (Figura 3b).

Alguns padrões podem ser observados nas curvas de somatório dos outros sugadores e mastigadores. Os picos dos outros sugadores se mantêm por apenas um mês, mas o resto do padrão de sazonalidade é semelhante ao da curva de *Rhabdotalebra* spp. (Figura 2a). Os valores de jan/1987 e os picos de nov/1987 e out/1988 são muito influenciados pelo elevado número de ninfas (Figura 4a), em especial de *T. tecomae* (50,6%, 84,25% e 76,08%, respectivamente, dos totais obtidos para outros sugadores). Para fev/1987 este pico foi determinado pelo número de *Trybomia* sp. (Figura 4b), principalmente pelas ninfas deste, que perfizeram 84,9% da espécie e 65,72% de toda a curva.

Em out/1988 houve o maior pico dos outros sugadores (Figura 2a), determinado em 76,08% por *T. tecomae*, em 10,5% por outros sugadores especialistas e em 13,42% por sugadores generalistas. Para este mês foi observado um número alto de *Trybomia* sp. (generalista) (Figura 4b). Observou-se 18 espécies generalistas, sendo 11 de sugadores. A média de generalistas para os demais meses de 1988 foi 2,75 espécies (1,87 para sugadores).

A curva de outros mastigadores (exclui *Oedionychus* sp. e *Lepidoptera* sp. 1) mostrou picos no mês de dezembro, período de folhas novas e maduras (Figura 4c). *Dorynota* sp. foi o único especialista aqui representado, determinando apenas 6,11% do somatório de "outros mastigadores". Portanto os picos observados são praticamente de mastigadores generalistas (96,6% em 1986 e 100% em 1987). Ao contrário de "outros sugadores", não foi observada uma elevada abundância de "outros mastigadores" em out/1988.

Efeito da queda de folhas na variação sazonal dos insetos herbívoros.

As espécies estudadas apresentaram correlação positiva entre número de indivíduos e número de folhas, com exceção apenas de *Trioza* sp. (Quadro 2). Desta maneira, em setembro, quando há queda de folhas, há também a redução do tamanho populacional da maioria das espécies de fitófagos do ipê (Figura 5). *Rhabdotalebra* spp., que são especialistas, mostraram uma queda populacional acentuada, acompanhando a perda de folhas na planta (Figura 5a). Já *Trybomia* sp., um generalista, começa a desa-

parecer das plantas mais gradativamente (a partir de maio e junho) e no ano de 1987 se restabeleceram também de forma mais lenta que os especialistas (Figura 5b). Apenas *Oedionychus* sp. apresentou aumento no número de indivíduos em período de queda de folhas, em set/1987, o que foi possível devido à concentração destes nas poucas folhas existentes (Figura 5c).

Efeito da idade das folhas sobre os insetos herbívoros

A maior abundância de insetos sugadores coincidiu com períodos de folhas novas ou novas e maduras, mas não houve uma ocorrência preferencial destes em folhas novas. As frequências de *T. tecomae* e *Rhabdotalebra* spp., de janeiro a março de 1988, foram significativamente superiores em folhas maduras ($x^2 = 9,4452$, $p < 0,05$; $x^2 = 22,8600$, $p < 0,05$, respectivamente). *Trybomia* sp., neste período, não apresentou frequências significativamente diferentes para os dois tipos de folhas ($x^2 = 1,575$, $p > 0,050$).

O período analisado corresponde ao crescimento de primórdios foliares da segunda folhagem, surgidos em mais de um momento. Existiu, assim, dentro do grupo "folhas novas" uma variação no tamanho delas nestes meses, enquanto as "folhas maduras" (primeira folhagem) mantiveram seus tamanhos constantes.

Medições do comprimento do folíolo central, no dia 24/02/1988, mostraram que, para esta data, as folhas novas já eram significativamente maiores que as folhas maduras (Teste $t = 4,314$, $p < 0,01$; 327 g.l.). Em observações realizadas em 06/01 a 18/02/1988, quando predominavam folhas novas pequenas, verificamos uma ocorrência significativamente maior de *T. tecomae*, *Rhabdotalebra* spp. e também *Trybomia* sp. em folhas maduras ($x^2 = 11,1135$; $x^2 = 118,35$; $x^2 = 9,57$, respectivamente, $p < 0,05$). Já de 24/02 a 25/03/1988, *T. tecomae* e *Rhabdotalebra* spp. apresentaram pouca diferença nas frequências entre folhas novas e maduras, não sendo estatisticamente significativa a diferença de *T. tecomae* nos dois grupos de folhas ($x^2 = 0,128$; $x^2 = 8,6$, respectivamente, $p < 0,05$). *Trybomia* sp. passou a ser significativamente mais frequente em folhas novas ($x^2 = 9,986$, $p < 0,05$) (Quadro 3).

O número de tricomas/área é negativamente correlacionado com a área foliar. As ninfas de *Rhabdotalebra* spp., como são muito pequenas e só se locomovem andando, são teoricamente bastante afetadas pela existência dos tricomas. A figura 6a mostra as frequências destas nas folhas novas (em crescimento até o final de fevereiro, aproximadamente) e maduras (tamanhos constantes) nestes três meses em questão, evidenciando que a frequência destas ninfas nas folhas novas aumentou ao longo do tempo, o que corresponde também a um aumento do tamanho das folhas.

Entre os mastigadores, *Oedionychus* sp. apresentou uma ocorrência preferencial em folhas novas. Apesar da sua abundância em períodos com apenas folhas maduras não ser diferente da abundância em períodos com folhas novas nas plantas, houve uma nítida preferência alimentar desta espécie por folhas novas. De janeiro a março de 1988, *Oedionychus* sp. foi observada 2,3 vezes

mais em folhas novas (Figura 6b), sendo que estas existiam em número significativamente menor que as folhas maduras ($x^2=68,637$, $p < 0,01$).

DISCUSSÃO

Variação sazonal dos insetos e efeito da fenologia da planta.

Os insetos fitófagos em *T. ochracea* apresentam variações drásticas nos tamanhos de suas populações ao longo do ano. As variações estão relacionadas com o efeito direto da fenologia da planta. Durante o período de abscisão foliar, os insetos fitófagos sofrem um rápido declínio de suas populações e se recompõem no período seguinte, enquanto ainda há folhas novas. Constatou-se que os insetos sugadores especialistas sobrevivem este período nas poucas folhas que restam em algumas plantas, até que folhas novas se formem (Ribeiro & Pimenta, dados não publicados). Portanto, o principal fator controlador da abundância de fitófagos na planta, a queda das folhas, é denso-independente e não seria uma resposta adaptativa da planta a uma possível pressão de herbivoria, mas, segundo CRAWLEY (1986), uma resposta a pressões físicas, como a seca. Quando as plantas já estão cobertas de folhas acontecem picos reprodutivos de todos insetos sugadores, caracterizado pelo grande número de ninfas, provavelmente por causa da abundância e disponibilidade de recursos.

O tipo de variação observada para os insetos fitófagos de *T. ochracea* mostrou uma certa constância de um ano para outro. As flutuações seguiram um mesmo padrão, mudando principalmente a intensidade. Lawton *et al.* in STRONG *et al.*, 1984, obtiveram resultados semelhantes para outros sistemas vegetais. Este padrão se alterou em out/1988, quando o número de *Rhabdopalebra* spp. foi bem ao dos outros sugadores. Isto se deveu ao elevado número de ninfas de *T. tecomae* observado neste período e à ocorrência excepcionalmente grande, de insetos generalistas. O maior número de ninfas de *T. tecomae* não significa necessariamente um aumento na taxa reprodutiva, podendo ser uma resposta a uma menor disponibilidade de folhas com enrolamentos neste período, o que aumentaria o número de indivíduos visíveis. Pelo menos a ocorrência dos generalistas pode ser explicada como consequência da destruição da maior parte da vegetação adjacente às plantas estudadas, provocada por um trator, em junho de 1988.

Efeito da idade das folhas sobre os insetos fitófagos

Foi verificado no campo a existência de um papel de defesa dos tricomas foliares contra herbívoros sugadores. Os dados relativos aos principais insetos sugadores, no período de janeiro a março de 1988 sugerem que os tricomas foliares exercem um papel de defesa contra estes herbívoros, sendo a eficiência desta defesa negativamente correlacionada com o tamanho da folha.

Vários trabalhos mostram maneiras diferentes pelas quais os tricomas podem defender a planta contra herbivoria (GILBERT, 1892; JUNIPER & JEFFREE, 1983; GROSS & PRICE, 1988; WOODMAN & FERNANDES, 1990). No caso de *T. ochracea*, verificou-se que alta densidade de tricomas protetores dificulta a locomoção de ninfas de *Rhabdotalebra* spp. (Ribeiro & Pimenta, em preparação). Os tricomas também dificultariam o acesso dos aparelhos bucais destes insetos à seiva, pois as bases destes tricomas estão inseridas sobre as nervuras da folha (Teixeira, E.M., com. pessoal). Portanto, quanto maior a densidade de tricomas menor o número de espaços disponíveis para perfuração sobre as nervuras. Como a densidade de tricomas é maior em folhas pequenas (Ribeiro e Pimenta, em preparação), que já têm nervuras pequenas, portanto, com menor quantidade de seiva disponível, é de se esperar que folhas novas de menor tamanho sejam recursos muito pouco atraentes para insetos sugadores. PILLERMER & TINGEY (1976) observaram em *Phaseolus vulgaris* a ocorrência de captura e morte de cicadelídeos do gênero *Empoasca* por tricomas em gancho. Captura e mortalidade foram máximas em folhas terminais ainda não expandidas, devido também a maior densidade de tricomas nestas folhas não desenvolvidas. Estes autores propõem que a densidade de tricomas é de fundamental importância para proteção contra insetos herbívoros. A importância da densidade do "indumentum" também foi demonstrada para outras plantas de importância agrícola (JOHNSON, 1975).

Deve-se esperar que os tricomas tenham também algum efeito contra os insetos mastigadores. *Oedionychus* sp. teve nítida preferência por folhas novas, mas é raro observar ataque a folhas extremamente pequenas (2,0cm de comprimento, por exemplo). Folhas muito novas podem apresentar até três camadas de tricomas glandulares repletos de carbonato de cálcio (Braga, M.M.N., com. pessoal). Certamente um inseto mastigador terá dificuldades em digerir ou mesmo mastigar este tipo de material, o que talvez determine um tamanho mínimo de folha que pode ser utilizada como alimento.

Padrões de abundância da Guilda de Herbívoros em *Tabebuia ochracea*

A guilda de insetos herbívoros de vida livre em *T. ochracea* mostrou uma predominância numérica de insetos especialistas. Os indivíduos de *T. ochracea* estudados apresentaram cerca de 10 espécies de insetos associados que são pelo menos oligófagos ou especialistas no gênero, já que não ocorreram em nenhuma outra espécie vegetal da área. Destes, *T. tecomae* e três espécies de *Rhabdotalebra* foram extremamente abundantes.

Um modelo importante que explica ocorrência e abundância de insetos especialistas em plantas foi proposto por FEENEY (1976) e RHOALS & CATES (1976). Estes autores propõem que espécies vegetais ou investem em defesas químicas dose-dependentes (plantas aparentes) ou escapam no espaço e no tempo (plantas não aparentes), como estratégia de defesa químicas, tanto qualitativamente quanto quantitativamente (RIBEIRO *et al.*, 1988). No entanto, apesar desta predominância dos insetos especialistas e do apa-

rente investimento em defesas quantitativas é difícil afirmar a respeito da aparência de *T. ochracea*.

Segundo STRONG *et al.* (1984), a elevada riqueza de espécies vegetais, como ocorre na área de estudo em questão, torna baixa a densidade relativa de cada espécie, o que pode diminuir a evidência de uma planta no espaço para os insetos especialistas. Por ser *T. ochracea* uma espécie caducifólia, apresentam-se folhas maduras em apenas nove meses por ano, tornando-a menos evidente também no tempo. Ainda assim, as folhas de ipê podem ser um recurso bastante previsível, pois a espécie é uma árvore perene de distribuição aparentemente agrupada. Portanto, é possível dizer que *T. ochracea* deve se encontrar em um ponto no "continuum" entre um tipo e outro, mas não que é uma planta aparente, "sensu" FEENY (1976).

Para a população em questão, a localização em área em estágio sucessional de mata e não em cerrado, bioma no qual a espécie normalmente ocorre (GOODLAND & FERRY, 1979), seria uma condição de "não aparência", segundo FEENY (1976). No entanto, a atividade dos especialistas nelas é muito intensa, não sugerindo estar ocorrendo algum tipo de fuga no espaço, como propõe o modelo. Observou-se em dois indivíduos de ipês encontrados em subbosque da mata do Sítio 1 e área próxima, em outras palavras, em condições muito diferentes das que se esperaria encontrar especialistas de uma planta que predomina em ambientes ensolarados, um número muito elevado de ninfas de *T. tecomae* (152 ninfas por folha) (RIBEIRO & PIMENTA, dados não publicados). Este número surpreendentemente alto pode estar relacionado com uma menor produção de compostos fenólicos na sombra. MOLE & WATERMAN, 1988). De qualquer forma, estes dados indicam um padrão não explicável a partir da hipótese de fuga no espaço.

COLEY (1983) obteve dados contraditórios ao modelo de "aparência" ao estudar 46 espécies de árvores em clareiras na floresta pluvial da Costa Rica. Ela observou maior concentração de fenóis e taninos (defesas quantitativas) e maior nível de ataque em folhas novas, que seriam "não aparentes", que em folhas maduras. Seu trabalho mostrou também que folhas maduras de plantas pioneiras são mais atacadas por herbívoros que as de plantas persistentes, não existindo relação de fuga no espaço e no tempo, mas sim de investimento maior em defesas químicas pelas plantas persistentes, devido ao maior valor energético de suas folhas (COLEY, 1983; 1987).

O trabalho de Coley explica em parte os dados de *T. ochracea*. A maior parte do ataque foliar observado se deu nas folhas jovens. No entanto, este ataque foi ainda muito intenso mesmo nas folhas maduras, principalmente por larvas de Lepidoptera e insetos sugadores, além da alta taxa de infestação de organismos patogênicos, causadores de manchas e deformações em extensas áreas foliares (S.P. Ribeiro, obs. pessoal). O fato de *T. ochracea* apresentar características de plantas persistentes (elevado investimento em defesas químicas, folhas duras e capacidade de crescimento em ambientes pobres em nutrientes), segundo COLEY (1983), deveria estar relacionado com uma elevada resistência à herbívoros. Entretanto, Coley trabalhou com porcentagem de área foliar atacada, o que dificulta a interpretação de dados de abundância de indivíduos, como é o caso. De qual-

quer forma, os padrões observados em *T. ochracea* também não são explicados satisfatoriamente pelo modelo de Coley.

Para *T. ochracea*, o fator que deve ser o principal determinante dos padrões de herbivoria observados é a fenologia da planta. Variações sazonais na fenologia, em inúmeros casos, sabidamente afetam insetos herbívoros (STRONG *et al.*, 1984). Para *T. ochracea*, a caducifolia, mais do que previsibilidade espacial do recurso, ou a disponibilidade e as características nutricionais das folhas novas, determina o sincronismo das populações de insetos herbívoros. A senescência das folhas podem aumentar o número de aminoácidos disponíveis no floema, resultantes da degradação dos tecidos foliares (AWAD & CASTRO, 1983). A constância no número de adultos de insetos sugadores, alguns meses após o ressurgimento das folhas (Figuras 2b e 4b), sugere que estes não têm problemas de limitação de recursos nas fo_lhas maduras e velhas, até o momento que estas começam a cair.

Baseado em dados de preferência alimentar (Figura 6b), para alguns mastigadores como *Oedionychus* sp., o período de fo_lhas novas parece ser um segundo fator de importância no controle de suas populações. No entanto, caso a impalatabilidade das folhas maduras fosse muito relevante, não era de se esperar uma correlação positiva entre número de indivíduos e número de fo_lhas (Quadro 2), mas uma diminuição mais rápida das populações. De qualquer forma, a caducifolia e a impalatabilidade das folhas maduras deve, agir conjuntamente para manter as populações destes insetos tão pequena como foi observado.

QUADRO 1 - Frequência mensal das morfoespécies presentes em mais de 10% dos meses estudados (outubro de 1986 à outubro de 1988) e ocorrência nos distintos estágios fenológicos de três indivíduos de *T. ochracea*, na Estação Ecológica da UFMG, Belo Horizonte, Brasil. FN = Folhas novas; FN+M = Folhas novas e maduras; FM = Folhas maduras; FV(A) = Folhas velhas e abscisão. Observação em determinado estágio fenológico representado por (+) e não observação por (-).

MORFOESPÉCIES	FREQUÊNCIA	FENOLOGIA DAS PLANTAS			
	(%)	FN	FN+M	FM	FV(A)
SUGADORES					
<i>Rhabdotalebra</i> spp. ** @	96	+	+	+	+
<i>Tingis tecomae</i> **	96	+	+	+	+
<i>Trióza</i> sp. **	96	+	+	+	+
Pentatomidae sp. 1 **	52	+	+	+	+
Fulgoridae sp. 1 **	40	+	+	+	-
Miridae sp. 1 **	52	+	+	+	-
Miridae sp. 2 **	16	+	+	-	-
Coccidae sp. 1 **	44	+	+	+	+
Coreidae sp. 1 *	24	+	+	-	+
<i>Trybomia</i> sp. *	92	+	+	+	+
MASTIGADORES					
Lepidoptera sp. 1 **	88	+	+	+	+
<i>Oedionychus</i> sp. **	92	+	+	+	+
<i>Dorynota</i> sp. **	36	+	+	+	-
Alticinae sp. 2 *	32	+	+	-	+

** = Especialistas

* = Generalistas

@ = Três espécies, duas não descritas

QUADRO 2 - Coeficientes de correlação entre abundância de herbívoros e número de folhas observadas (n = 52). Dados referentes ao período de junho de 1987 à outubro de 1988 (Estação Ecológica da UFMG, Belo Horizonte, Brasil).

INSETOS FITÓFAGOS	COEFICIENTE DE CORRELAÇÃO
SUGADORES	
TOTAL	0,573 *
<i>Rhabdotalebra</i> spp.	0,664 *
<i>Trybomia</i> sp.	0,428
<i>Trioza</i> sp.	0,114
MASTIGADORES	
TOTAL	0,392 *
<i>Oedionychus</i> sp.	0,431 *

* = correlação significativa ao nível de $p < 0,05$

QUADRO 3 - Número de indivíduos por folha dos insetos sugadores mais abundantes nos indivíduos de *T. ochracea*, para observações de janeiro à março de 1988 (Estação Ecológica da UFMG, Belo Horizonte, Brasil). Foi aplicado o qui-quadrado como teste estatístico de significância, para cada espécie, dentro de cada período.

ESPÉCIE	Nº DE INDIVÍDUOS POR FOLHA			
	Jan (06/I)-Fev (18/II)		Fev (24/II)-Mar (25/III)	
	NOVAS	FOLHAS MADURAS	NOVAS	FOLHAS MADURAS
<i>Tingis tecomae</i>	0,00541	0,025	0,0038 *	0,0038 *
<i>Rhabdotalebra</i> spp.	0,098	0,34	0,35	0,293
<i>Trybomia</i> sp.	0,012	0,033	0,079	0,045

* = Ho aceito ao nível de $p < 0,05$.

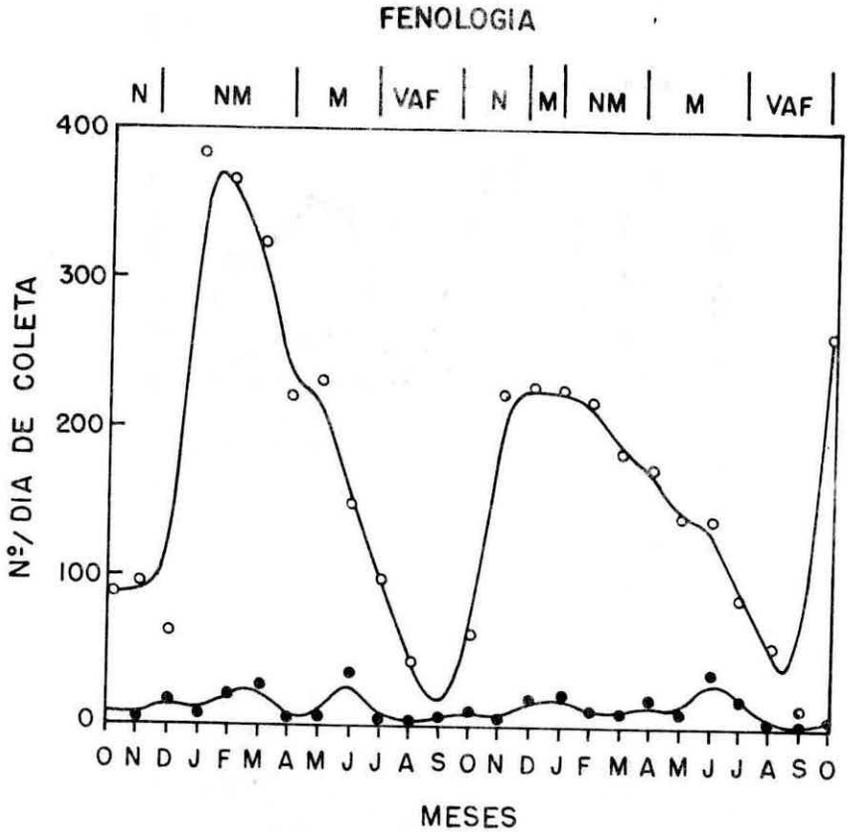


FIGURA 1 - Variação sazonal de insetos fitófagos em três indivíduos de *Tabebuia ochracea*, observados semanalmente de out/1986 a out/1988, e estágios fenológicos destas plantas. Valor expresso como média mensal (Estação Ecológica da UFMG, Belo Horizonte, Brasil). N - folhas novas; NM - folhas novas e maduras; M - folhas maduras; V/A/F - folhas velhas, abscisão e floração. Variação de insetos sugadores (o) e de mastigadores (●).

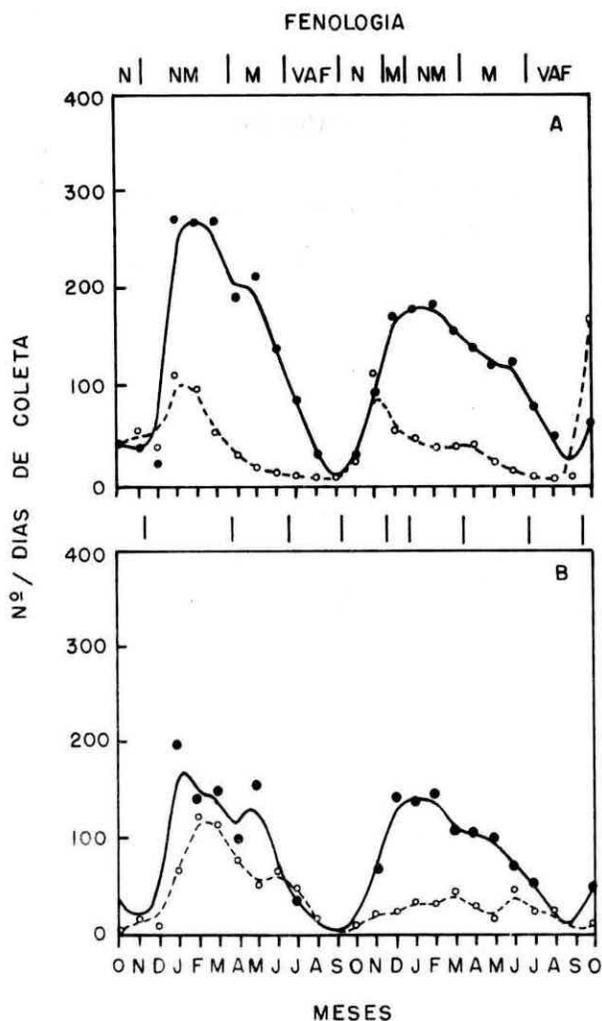


FIGURA 2 - Variação sazonal dos insetos sugadores em três indivíduos de *Tabebuia ochracea*, observados semanalmente de out/1986 a out/1988, e estágios fenológicos destas plantas. Valor expresso como média mensal (Estação Ecológica da UFMG, Belo Horizonte, Brasil). N - folhas novas; NM - folhas novas e maduras; M - folhas maduras; V/A/F - folhas velhas, abscisão e floração. A - Variação de *Rhabdotalebra* spp. (●) e do somatório de outros sugadores (○); B - variação de ninfas de *Rhabdotalebra* spp. (●) e de adultos (○).

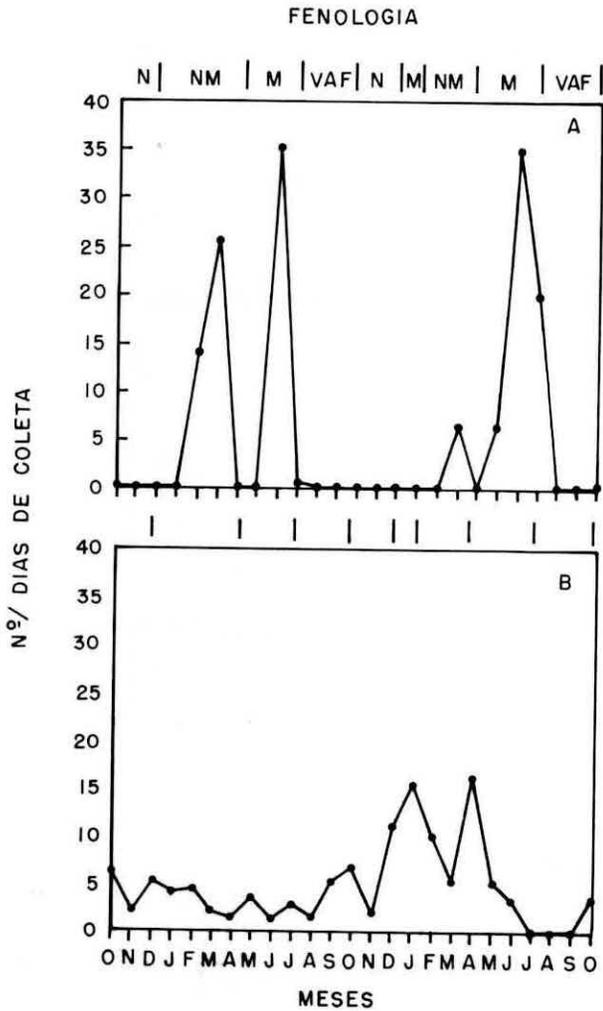


FIGURA 3 - Variação sazonal dos insetos mastigadores em três indivíduos de *Tabebuia ochracea*, observados semanalmente de out/1986 a out/1988, e estágios fenológicos destas plantas. Valor expresso como média mensal (Estação Ecológica da UFMG, Belo Horizonte, Brasil). N - folhas novas; NM - folhas novas e maduras; M - folhas maduras; V/A/F - folhas velhas, abscisão e floração. A - Variação de larvas de *Lepidoptera* sp. 1; B - variação de *Oedionychus* sp.

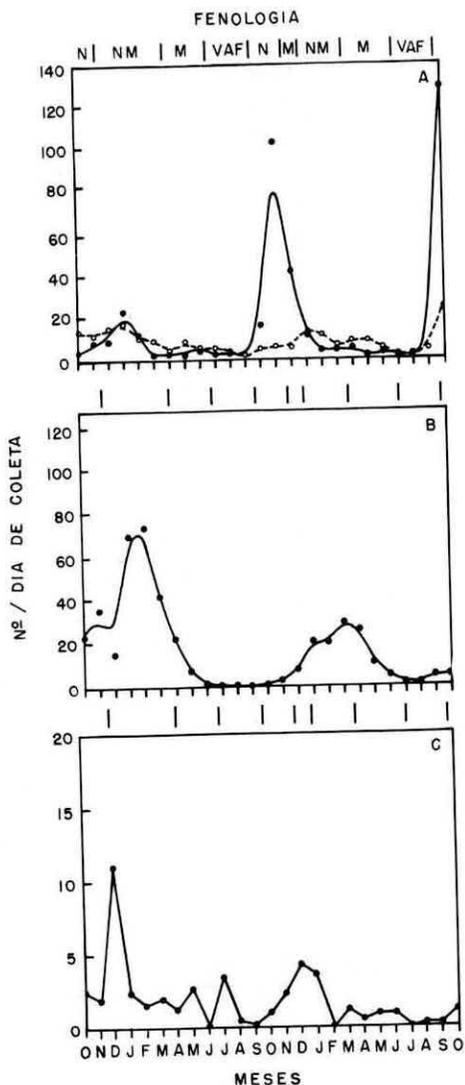


FIGURA 4 - Variação sazonal dos insetos fitófagos menos abundantes em três indivíduos de *Tabebuia ochracea*, observados semanalmente de out/1986 a out/1988, e estágios fenológicos destas plantas. Valor expresso como média mensal (Estação Ecológica da UFMG, Belo Horizonte, Brasil). N - folhas novas; NM - folhas novas e maduras; M - folhas maduras; V/A/F - folhas velhas, abscisão e floração. A - Variação de ninfas insetos sugadores (●) excluindo *Rhabdotalebra* spp.; B - variação de *Trybomia* sp.; C - variação de insetos mastigadores, excluindo *Lepidoptera* sp. 1 e *Oedionychus* sp. 1.

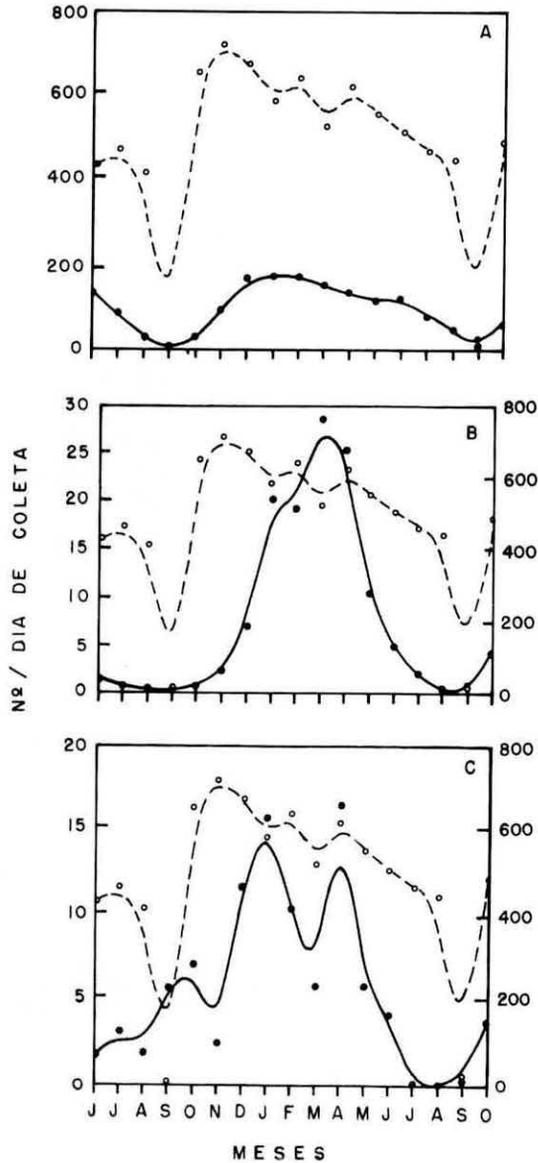


FIGURA 5 - Variação sazonal dos insetos fitófagos em três indivíduos de *Tabebuia ochracea* e número de folhas dos galhos observados, de jun/1987 a out/1988 (Estação Ecológica da UFMG, Belo Horizonte, Brasil). Valor expresso em média mensal. Escala para número de folhas (quando diferente) à direita. A - Variação de *Rhabdotalebra* spp. (●) e número de folhas (o); B - variação de *Trybomia* sp. (●) e número de folhas (o); C - variação de *Oedionychus* sp. (●) e número de folhas (o).

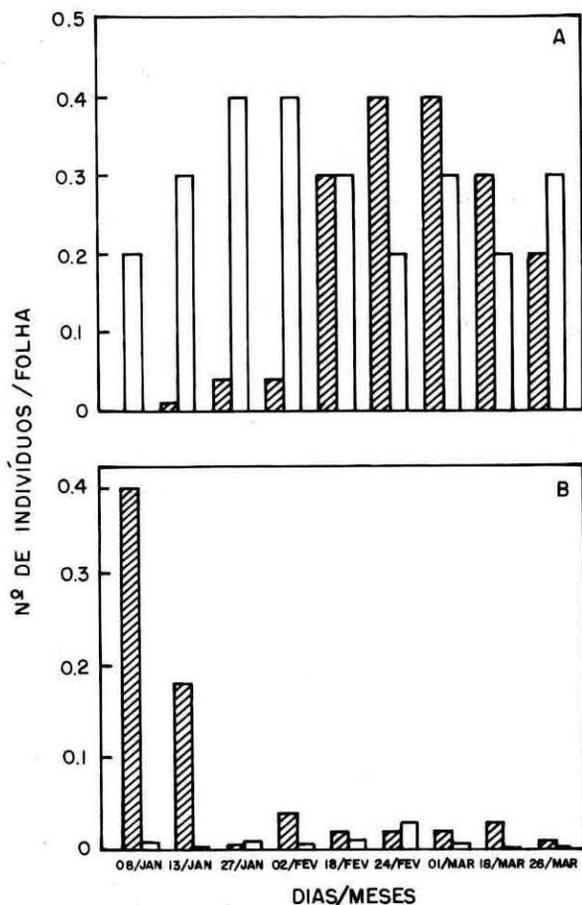


FIGURA 6 - Ocorrência de fitófagos especialistas em *Tabebuia ochracea*, observados em três plantas, no período de presença consecutiva de folhas novas (barras cheias) e maduras (barras vazias) de 1988 (Estação Ecológica da UFMG, Belo Horizonte, Brasil). Valor expresso a partir do número de indivíduos por folha observada. A - ninfas de *Rhabdotalebra* spp. (sugador mais frequente e abundante); B - *Oedionychus* sp. (mastigador mais frequente).

AGRADECIMENTOS

Aos professores Geraldo Wilson Fernandes, Marilene M.N. Braga, Adolfo P. de Pádua, Telma S.M. Grandi (Universidade Federal de Minas Gerais), pelo estimulante trabalho em equipe, R. Ruppel (Michigan State University), pela identificação do gênero *Rhabdotelebra*; a Andréia L. Texeira, pelo auxílio na organização dos dados, a Elias M. Texeira, pelas informações sobre anatomia foliar de *T. ochracea*; ao Centro de Identificação de Insetos Fitófagos da Universidade do Paraná, ao Systematic Entomology Laboratory, USDA, ao CNPq e à PRPq/UFMG.

LITERATURA CITADA

- AWAD, M. & CASTRO, P.R.C. 1983. *Introdução à fisiologia vegetal*. São Paulo, Livraria Nobel, 177 p.
- BERNAYS, E. & GRAHAM, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892.
- COLEY, D.P. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a low land tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53(2):209-233.
- COLEY, D.A. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: por qué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Revta Biol. Trop.* 35(1): 151-164.
- COLEY, D.P.; BRYANT, J.P.; CHAPIN, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- CRAWLEY, M.J. 1986. Life history and environment, p. 253-290. In M.J. CRAWLEY (ed.) *Plant Ecology*. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- DIRZO, R. 1984. Herbivory. A phytocentric overview, p. 141-165. In R. DIRZO & J. SARUKHAN (eds.) *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer, Sunderland, MA.
- DIXON, F.G. 1976. Timing of egg hatch and viability of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoidis* (Schr.), at bud burst of sycamore, *Acer pseudoplatanus* L. *J. Anim. Ecol.* 45: 593-603.
- EDMUNDS Jr., G.F. & ALSTAD, D.N. 1978. Coevolution in insect herbivores and conifers. *Science* 199: 941-945.
- FEENY, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Rec. adv. Phytochem.* 10: 1-40.
- GILBERT, L.E. 1982. Coevolucion de mariposas y enredaderas. *Investigacion y Ciencia* 73: 64-73.
- GOODLAND, R. & FERRY, M. G. 1979. *Ecologia de cerrado*. São Paulo, EDUSP, 193 p.

- GROSS, P. & PRICE, P.W. 1988. Plant influences on parasitism of two leafminers: a test of enemy-free space. *Ecology* 69(5): 1506-1516.
- HASLAM, E. 1988. Plant polyphenols (*syn.* vegetable tannins) and chemical defense - a reappraisal. *J. Chem. Ecol.* 14 (10): 1789-1805.
- HODKINSON, I.D. & HUGHES, M.K. 1982. *Insect herbivory*. London, Chapman and Hall, 77 p.
- JOHNSON, H.B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41: 233-258.
- JUNIPER, B.E. & JEFFREE, C.E. 1983. *Plant surfaces*. London, Edwards Arnold, 93 p.
- KARBAN, R. 1987. Effects of clonal variation of the host plant, interspecific competition, and climate on the population size of a folivorous thrips. *Oecologia* 74: 298-303.
- MATTSON, W.J.; LEVIEUX, J.; BERNARD - DAGAN, C. (eds.) 1988. *Mechanisms of woody plant defenses against insects: search for pattern*. New York, Springer-Verlag.
- MOLE, S. & WATERMAN, P.G. 1988. Light - induced variation in phenolic levels in foliage of rain - forest plants. II. Potential significance to herbivores. *J. Chem. Ecol.* 14 (1): 23-34.
- PILLERMER, E.A. & TINGEY, W.M. 1976. Hooked trichomes: a physical plant barrier to a major agricultural pest. *Science* 193: 482-484.
- RHODE, D.F. & CATES, R.G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 168-213.
- RIBEIRO, S.P.; OLIVEIRA, A.B.; PÁDUA, A.P.; PIMENTA, H.R.; HASLAN, D.S. 1988. Metabólitos secundários e insetos fitófagos em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae). In SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE ECOLOGIA EVOLUTIVA DE HERBÍVOROS TROPICAIS, p. 55. *Anais*.
- SINGER, M.C. 1972. Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. *Science* 176: 75-77.
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H.; SOUTHWOOD, R. 1984. *Insect on plants. Community patterns and mechanisms*. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 313 p.
- WHITHAM, T.G. 1983. Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defense against rapidly evolving pests, p. 15-41. In *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. New York, Academic Press.
- WOODMAN, R.L. & FERNANDES, G.W. Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. *Oikos* (in press).
- ZUCKER, W.V. 1983. Tannins: does structure determine function? An ecological perspective. *Am. Nat.* 121 (3): 335-365.