

A importância de fatores temporais para a distribuição de insetos herbívoros em sistemas Neotropicais

The importance of temporal factors to herbivore insect distribution in Neotropical systems

Walter Santos de Araújo

Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Brasil

Contato do autor: walterbioaraujo@yahoo.com.br

Resumo. A busca por padrões de diversidade é um tema central em ecologia. A complexidade de interações entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras propicia modelos muito interessantes para o estudo desses padrões. Grande parte dos trabalhos sobre herbívoros têm tratado de padrões espaciais, enquanto que a temporalidade tem sido pouco abordada. No presente trabalho, é feita uma revisão sobre a distribuição de herbívoros no tempo, apontando os principais padrões e discutindo exemplos neotropicais. Esses padrões estão relacionados principalmente a fatores como sazonalidade, sucessão ontogenética e sincronismo dos insetos com as plantas hospedeiras. De um modo geral, são discutidos os padrões e respostas dos insetos de diferentes formas de vida (herbívoros de vida livre, galhadores e minadores) a cada um desses fatores.

Palavras-chave. *Herbívoros de vida livre, minadores, galhadores, sazonalidade, sincronismo.*

Abstract. The search for diversity patterns is a central theme in ecology. The complexity of interactions between herbivores insects and host plants provides very interesting models for the study of these patterns. Most of the works on herbivores insects have been treating spatial patterns, while temporal patterns have been rarely addressed. In this paper, is made a review on the distribution of herbivorous insects in time, pointing out the main patterns and discussing Neotropical examples. These patterns are primarily related to factors such as seasonality, ontogenetic succession and synchronism of the insects with their host plants. In general, is discussed the patterns and responses of different life forms insects (free-living insect herbivores, galling and leaf miners) to each of these factors.

Keywords. *Free-living herbivores, galling, leaf-miners, seasonality, synchronism.*

Recebido 12 jun 12
Aceito 28 nov 12
Publicado 22 jul 13

Introdução

A busca por padrões que expliquem a diversidade biológica é uma das mais antigas preocupações da ecologia (Begon e col., 2006). A estruturação trófica das comunidades e as interações entre diferentes espécies podem ser pontos substanciais para compreensão desses padrões (Price, 1997). Nesse sentido, as interações entre insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras são bons modelos tanto para aprimorar o conhecimento vigente sobre o assunto quanto para a descoberta de novos padrões e/ou interações entre essas espécies (Del-Claro e Torezan-Silingardi, 2009).

Abordagens espaciais dos padrões de diversidade são tão discutidas e testadas na literatura que algumas já adquiriram a consistência de leis (Southwood, 1961; McCoy, 1990). A lei espécie-área, por exemplo, é a mais conhecida delas e prevê que o número de espécies aumenta constantemente com o aumento da área (Rosenzweig,

1999). Nesse contexto, muitos trabalhos têm utilizado insetos para avaliar a importância de variáveis espaciais sobre a distribuição de espécies (Nestel e col., 1995; Hortal e col., 2010; Oliveira e Nessimian, 2010). Além desses trabalhos espacialmente focados, estudos que tratam de questões temporais para insetos em geral também são relativamente comuns (Strong e col., 1977; Wolda, 1978; Wolda, 1988; Pinheiro e col., 2002). Esses pesquisadores têm destacado que fatores relacionados à sazonalidade podem ser tão importantes quanto o espaço para a distribuição da entomofauna (Pinheiro e col., 2002). Por outro lado, pesquisas com enfoque temporal que tratem exclusivamente de insetos herbívoros são escassos (Barbosa e col., 2005). Insetos fitófagos, juntamente com suas plantas hospedeiras, representam aproximadamente 50% da biota conhecida, justificando o interesse no assunto e a busca por padrões relacionados a esses insetos (Del-Claro e Torezan-Silingardi, 2009).

Padrões de distribuição de insetos herbívoros no

tempo e no espaço são fortemente dependentes das suas plantas hospedeiras (Lewinsohn e col., 2005). A ocorrência da planta hospedeira (Ribeiro e Fernandes, 2000), a densidade de plantas (Cuevas-Reyes e col., 2004) e a qualidade dos recursos oferecidos (Price, 1992), podem ser fundamentais na determinação desses padrões para os insetos. Desse modo, variações sazonais na distribuição de insetos fitófagos podem ser, na verdade, reflexos da sazonalidade das hospedeiras (Araújo e Santos, 2008). Não bastasse isso, interações insetos-planta apresentam uma diversidade e complexidade de sistemas que dificultam a elaboração de teorias gerais sobre os padrões e processos observados na natureza (Ribeiro e Fernandes, 2000). Por exemplo, insetos herbívoros podem ser divididos quanto às formas de vida (guildas) em: insetos de vida livre, insetos minadores de folhas e insetos galhadores. Esses diferentes grupos apresentam padrões de distribuição temporais peculiares e muitas vezes opostos ((Ribeiro e Fernandes, 2000).

O objetivo do presente trabalho é fazer uma revisão dos principais padrões temporais de distribuição de insetos herbívoros ocorrentes na região Neotropical. Levando-se em conta a grande variedade de fitofisionomias e a alta riqueza de espécies de plantas, essa região é bastante interessante para estudos relacionados a insetos herbívoros (Del-Claro e Torezan-Silingardi, 2009). Nesse trabalho, aspectos relacionados à sazonalidade, sucessão ontogenética e sincronismo com as plantas hospedeiras serão abordados para diferentes guildas de insetos herbívoros.

Sazonalidade e insetos herbívoros

Variações temporais nas condições e recursos podem operar em uma escala de tempo de minutos, passando por séculos até milênios, todas essas influenciando a riqueza de espécies em vários caminhos (Begon e col., 2006). A sazonalidade de insetos, sujeitos a essas variações, é uma questão tradicionalmente discutida na literatura (Wolda, 1988; Southwood e col., 2004; Danks, 2007), sendo particularmente importante para sistemas neotropicais onde a sazonalidade é determinada pelo contraste de períodos de seca e chuva (ver discussão abaixo). O Bioma Cerrado, por exemplo, possui uma sazonalidade bastante marcada devido à presença do fogo natural durante o período mais seco (Marquis e col., 2012).

Insetos herbívoros de vida livre

Muitos trabalhos têm sido feitos considerando o efeito da sazonalidade na abundância e ciclo de vida de insetos tropicais (por exemplo, Pinheiro e col., 2002; Cândido e col., 2007; Oliveira e Frizzas, 2008; Silva e col., 2011). A abundância de insetos pode variar ao longo do ano por várias razões, incluindo mudanças macro e microclimáticas (Wolda, 1988), e variação na disponibilidade de recursos (Pinheiro e col., 2002) que, no caso dos insetos herbívoros, são as próprias plantas hospedeiras. Dentre os fatores climáticos, o regime de chuvas é apontado como um dos principais fatores para distribuição das populações de

insetos (Wolda, 1988 e Pinheiro e col., 2002). Apenas na região mais ao sul do Neotrópico, onde estão as Florestas Temperadas e os Pampas, por exemplo, o clima apresenta quatro estações bem definidas. Nas demais regiões do território neotropical, como as regiões da Amazônia, Caatinga, Cerrado, Pantanal e parte da Mata Atlântica, há a ocorrência de apenas duas estações definidas (período seco e período chuvoso) com a distribuição das chuvas mais concentrada em alguns meses do ano. Essas modificações nos regimes das chuvas, sejam elas quais forem, apresentam influência direta sobre a vegetação (Walter 2006).

A sazonalidade no regime das chuvas altera a disponibilidade de água e nutrientes no solo, o que acaba afetando o desenvolvimento das plantas (Franco, 2002). Por certo, logo no início do período das chuvas a maioria das plantas aumenta a produção de novas folhas e ramos (Oliveira, 1998), tornando os recursos mais abundantes e qualitativos para os insetos herbívoros (Cornelissen e Fernandes, 2001). Além disso, na estação chuvosa há um aumento da umidade relativa do ar, que diminui os riscos de dessecação e desidratação, e torna o ambiente mais favorável ao desenvolvimento e sobrevivência dos insetos herbívoros de vida livre (Wolda, 1988).

Diversas pesquisas têm demonstrado maior abundância de insetos herbívoros de vida livre no Cerrado no período chuvoso (por exemplo, Pinheiro e col., 2002, Silva e col., 2011). Oliveira e Frizzas (2008) estudaram a diversidade de insetos em um fragmento de Cerrado do Distrito Federal e encontraram abundância de Coleoptera, Hemiptera e adultos de Lepidoptera mais representativa no período chuvoso. Pinheiro e col. (2002) encontraram uma correlação significativa da distribuição de Coleoptera com a temperatura e umidade, variáveis mais elevadas no período chuvoso. Recentemente Silva e col. (2011) observaram grande abundância de insetos no início do período chuvoso para diferentes ordens, mostrando um pico de atividade imediatamente após as primeiras chuvas. A diversidade de herbívoros de vida livre no Cerrado é baixa sob condições severas, sobretudo devido às características físicas das plantas (esclerofilia, altos níveis de polifenóis e baixo teor nutricional) e climáticas (períodos de secas longas e severas) (Ribeiro e Fernandes, 2000). Por isso, a estação chuvosa é o período mais favorável para o desenvolvimento desses insetos herbívoros.

Um padrão atípico de distribuição sazonal de herbívoros do Cerrado é encontrado para lagartas de Lepidoptera (Marquis e col. 2002). Morais e col. (1999) encontraram abundância relativa de lagartas do Cerrado mais acentuada nos meses secos, com pico de abundância no mês de junho. Eles atribuíram isso à fuga do ataque de parasitóides e patógenos. De fato, a taxa de ataque e a abundância de insetos parasitóides são maiores na estação chuvosa (Marquis e col., 2001). Desse modo, mesmo sob condições ambientais mais severas, adotaram esse padrão de distribuição sazonal que evita o pico de abundância dos inimigos naturais e favorece o desenvolvimento e abundância das lagartas (Marquis e col., 2002).

Insetos herbívoros que vivem dentro de tecidos

vegetais: galhadores e minadores de folhas

Insetos galhadores são os mais especializados e fascinantes herbívoros porque eles têm a capacidade de controlar e redirecionar o desenvolvimento das plantas hospedeiras (Carneiro e col., 2009). Esses insetos induzem a formação de galhas, que são modificações dos tecidos vegetais provocadas por hipertrofia e hiperplasia das células vegetais, formando um tecido de nutrição (Stone e Schönrogge, 2003). No interior das galhas, os insetos galhadores obtêm alimento, abrigo e proteção contra o ataque de inimigos naturais (Price e col., 1986).

Os insetos minadores são herbívoros que geralmente apresentam plantas hospedeiras específicas e as fêmeas são muito seletivas quanto a seus sítios de oviposição (Fernandes e col., 2004). Minadores de folhas são bastante interessantes, pois tem uma forma intermediária de uso da hospedeira entre os galhadores e os herbívoros de vida livre (isto é, as suas larvas se alimentam dos tecidos internos, mas não desenvolvem galhas) (Fernandes e col., 2004).

Estudos sobre a influência da sazonalidade na distribuição e abundância de insetos galhadores e minadores não são muito comuns. Por muito tempo, considerou-se que insetos que se desenvolvem dentro de tecidos vegetais acabam tornando-se indiferentes às mudanças ambientais externas (Fernandes e col., 1995). Por isso, variações sazonais na distribuição desses organismos não faziam muito sentido, tendo em vista que no interior dos tecidos vegetais as alterações ambientais não afetariam os insetos. Por outro lado, a íntima relação que insetos galhadores e minadores mantêm com suas hospedeiras acaba tornando-os dependentes dos padrões sazonais que afetem as plantas (Araújo e Santos, 2009). Recentemente, alguns trabalhos têm tratado dessa questão para galhadores (Dalbem e Mendonça, 2006, Araújo e Santos, 2008; 2009) e minadores (Oliveira e col., 2001, Hopkins e Memmott, 2003, Santos e col., 2009).

Araújo e Santos (2008) estudaram a distribuição sazonal de insetos galhadores em fitofisionomias xéricas e méxicas de Cerrado da Serra dos Pirineus em Goiás e encontraram uma riqueza maior de morfotipos de galhas durante o período de seca, para ambos os ambientes. Segundo os autores, a escassez de água provoca uma série de mudanças fisiológicas e hormonais nas plantas, que alteram o metabolismo e desenvolvimento, tornando-as mais susceptíveis ao ataque de herbívoros (Nepomuceno e col., 2001). Além disso, durante o período de condições ambientais mais extremas, os insetos estariam protegidos no interior das galhas (Fernandes e col., 1995).

Dalbem e Mendonça (2006) encontraram que tanto a abundância quanto a riqueza de artrópodes galhadores no Rio Grande do Sul foram maiores no inverno, estação entre os meses de junho e setembro, que corresponde a um período com baixa pluviosidade e alta severidade climática. De um modo geral, insetos galhadores parecem ter suas distribuições afetadas pelas condições nutricionais e fisiológicas das suas plantas hospedeiras, que por sua vez, variam com a sazonalidade (Araújo e Santos, 2008). Esses

resultados sugerem um padrão de sincronismo entre esses insetos e suas plantas hospedeiras (ver próximo tópico).

Os trabalhos de sazonalidade de insetos minadores têm demonstrado padrões diferentes dos encontrados para os galhadores. Um levantamento feito por Hopkins e Memmott (2003) para florestas tropicais da Costa Rica, encontrou uma distribuição dos insetos minadores exclusiva no período chuvoso. Santos e col., (2009) estudaram a diversidade de minadores de folhas no Rio Grande do Sul e encontraram um padrão semelhante: a riqueza e a abundância tiveram um pico no mês de outubro, que corresponde à estação chuvosa.

Diferentemente dos galhadores, que aparentemente preferem o período seco, os minadores apresentam maior abundância na estação chuvosa. As galhas são estruturas, na maioria das vezes fechadas ou semi-fechadas constituídas por modificações dos tecidos vegetais que encapsulam o inseto (Stone e Schönrogge, 2003). Nas minas não há nenhum tipo de modificação foliar que favoreça a proteção dos insetos, pelo contrário, os insetos ficam localizados entre as epidermes da folha e são separados do ambiente externo por uma fina película constituída por poucas camadas celulares (Byers, 2009). Assim, apesar de se desenvolverem no interior das plantas, os minadores de folhas podem estar sujeitos às intempéries ambientais da mesma forma que os insetos herbívoros de vida livre.

Sincronismo de desenvolvimento entre insetos e plantas

As plantas apresentam padrões fenológicos (relações entre eventos biológicos como brotamento de folhas e reprodução, e fatores ambientais, como umidade e temperatura) fortemente sazonais (Rondon, 2009). De maneira geral, a queda de folhas parece estar associada com fatores climáticos, como a pluviosidade (Antunes e Ribeiro, 1999). Para a maioria das espécies arbóreas dos biomas com seca e chuva bem definidas (como o Cerrado, por exemplo) o crescimento é periódico e sazonal e embora predomine o hábito sempre verde, o hábito decíduo ou semidecíduo é freqüente, com a renovação das folhas ocorrendo no final da estação seca (Rondon, 2009). Com a emissão de novas folhas limitada a determinados períodos do ano, os insetos herbívoros dependem de certo grau de sincronismo com suas plantas hospedeiras para se desenvolverem.

Insetos herbívoros de vida livre

Algumas plantas evitam a herbivoria pela emissão de folhas jovens e brotos em períodos menos favoráveis aos insetos (Coley e Barone, 1996). Angelo e DalMolim (2007) fizeram uma revisão sobre o tema e concluíram que esse mecanismo de produção de folhas em período menos favorável aos herbívoros é observada principalmente em locais que apresentam clima com estações secas bem definidas, onde pesquisas mostram que plantas que apresentam esse escape sazonal apresentam um maior sucesso. Por outro lado, muitos insetos contornaram esse mecanismo e desenvolveram ciclos de vida fortemente as-

sociados à fenologia das plantas hospedeiras (Asch e Visser, 2007).

O grau de sincronia entre herbívoros e a fenologia das plantas é o resultado de dois processos subjacentes: o mecanismo de resposta da planta e o mecanismo de resposta do herbívoro (Asch e Visser, 2007). Por exemplo, temperatura e umidade afetam tanto plantas quanto herbívoros, mas a maneira que cada nível trófico responde à variação desses fatores pode ser diferente. Quanto maior o ajuste entre o ciclo de vida do inseto e a fenologia da planta hospedeira, maior o grau de sincronismo (Yukawa, 2000).

Variações sazonais climáticas podem alterar a fenologia das plantas e podem tornar o desenvolvimento larval mais lento na estação seca ou induzir a diapausa em algumas espécies (Martins e Barbeitos, 2000). Por exemplo, Bendicho-Lopez e col. (2006) registram que *Eomichla* sp. (Lepidoptera: Oecophoridae) apresenta diapausa em condições de estresse ambiental, como a longa seca do Cerrado, esperando períodos de melhores condições ambientais e nutricionais da planta hospedeira. Sujii e col. (2001) avaliaram o efeito da temperatura na manutenção da diapausa da cigarrinha-das-pastagens *Deois flavopicta* (Homoptera: Cercopidae) e encontram que o período de dormência corresponde à estação seca, ocorrendo emergência apenas na estação chuvosa e quente quando as gramíneas estão em franco desenvolvimento. Para esta espécie de cigarrinha e as espécies estudadas de lagartas de Lepidoptera, especializadas em um recurso escasso no tempo, sincronizar suas fenologias com a da planta hospedeira é fundamental para sobrevivência e manutenção das populações (Bendicho-Lopez e col., 2006; Asch e Visser, 2007).

Herbívoros que vivem dentro de tecidos vegetais: galhadores e minadores de folhas

A sincronização entre fenologia da planta hospedeira e insetos galhadores está documentada na literatura (Yukawa, 2000; Yukawa e Akimoto, 2006). O sincronismo entre insetos galhadores univoltinos (uma geração por ano) e suas plantas hospedeiras geralmente é bem ajustado, uma vez que a reprodução e oviposição dos insetos se dão nos períodos de aparecimento de folhas e brotos nas plantas (Yukawa e Akimoto, 2006). Insetos bivoltinos (duas gerações por ano) e multivoltinos (múltiplas gerações por ano) apresentam um padrão menos acentuado (Yukawa, 2000). Apesar disso, a forma com que esses recursos estão distribuídos temporalmente depende de fatores como temperatura e precipitação, tornando assim alguns períodos do ano mais propícios para o desenvolvimento dos insetos galhadores do que outros (Araújo e Santos, 2009).

Por exemplo, Fagundes e Gonçalves (2005) avaliaram o padrão de ataque de uma espécie não-determinada de inseto galhador univoltino (Diptera: Cecidomyiidae) em *Astronium fraxinifolium* (Anacardiaceae) em uma Floresta Estacional Decidual em Minas Gerais. Esse tipo de formação vegetal apresenta espécies de plantas quase

totalmente caducifólias, durante a estação seca (Ribeiro e Walter, 1998). Por esse motivo, o período de desenvolvimento de meristemas e emissão de novos brotos em *A. fraxinifolium* é restrito durante o ano (Fagundes e Gonçalves, 2005). Assim, os autores concluem que o sincronismo entre a eclosão do galhador e a produção de novos meristemas pela planta hospedeira deve constituir um evento determinante para o sucesso da interação.

Angelo (2008) estudou o ciclo de vida do galhador *Dasineura gigantea* (Diptera: Cecidomyiidae) em *Psidium cattleianum* (Myrtaceae), ocorrente na Mata Atlântica. O galhador apresenta ciclo bivoltino, predominantemente nos meses de agosto/outubro e fevereiro/abril. O autor concluiu que o êxito na formação de galhas depende da sincronização entre a emergência dos insetos e a disponibilidade de tecidos meristemáticos da planta, uma vez que, esses eventos ocorrem apenas duas vezes por ano.

Recentemente Araújo e Santos (2009) investigaram os efeitos da sazonalidade na abundância de galhas de Cecidomyiidae (Diptera) em *Piper arboreum* (Piperaceae) em um fragmento de Floresta Semidecidual em Goiás. Nesse trabalho, os autores encontraram uma maior abundância de galhas no início do período chuvoso, que coincide com o brotamento da planta hospedeira. Nesse caso, mesmo com os recursos sendo oferecidos ao longo de todo ano (emissão de novas folhas constantes), os cecidomyídeos tem um pico de abundância quando os recursos estão com uma maior qualidade.

Investigações sobre o sincronismo entre insetos minadores de folhas e suas plantas hospedeiras são pouco registradas na literatura. Por exemplo, o minador *Bucculatrix* sp. (Lepidoptera: Bucculatricidae) acompanha o período de expansão dos ramos da planta *Forsteronia spicata* (Apocynaceae), que ocorre com o início das chuvas e dura apenas dois meses em florestas tropicais da Costa Rica (Hopkins e Memmott, 2003). Bendicho-Lopez e col. (2006) registram algumas espécies de lepidópteros minadores de folhas em *Roupala montana* (Proteaceae), planta típica de cerrado sensu stricto, indicando ciclos de curta duração e estratégias de vida variadas acompanhando o desenvolvimento foliar da planta hospedeira. Em geral, os minadores apresentam um padrão de sincronismo bastante similar ao dos galhadores, com ciclos variando de univoltinos a multivoltinos, dependendo do padrão fenológico da planta hospedeira. No caso particular do Cerrado, o fogo pode ser um fator determinante tanto no sincronismo de diferentes plantas hospedeiras, forçando o brotamento simultâneo após uma queimada (Mendonça, 2001), como entre os insetos endófagos e suas plantas hospedeiras, pelo estímulo da produção pontual de novos recursos (Price, 1991; Marini-Filho, 2000).

Outros mecanismos temporais importantes para insetos herbívoros: sucessão e ontogenia

Padrões sucessionais são muito importantes para entender a diversidade biológica, promovendo um incremento na riqueza de espécies, principalmente porque possibilitam que os mesmos nichos sejam ocupados por

diferentes espécies no tempo (Begon e col., 2006). Além disso, espécies vegetais hospedeiras de fauna herbívora específica, podem se suceder em uma escala temporal (Rosenzweig, 1999) e as taxas de herbivoria também podem variar com o avanço de sucessão da vegetação e com o tipo de crescimento pioneiro ou tardio das espécies vegetais (Pearson e col., 2003). Esses mecanismos sucessionais, possibilitam uma dinâmica na riqueza e composição da comunidade de insetos herbívoros ao longo do tempo.

Insetos herbívoros também podem se suceder numa mesma espécie hospedeira em diferentes estágios do seu desenvolvimento (Cuevas-Reyes e col., 2004). Esse padrão, chamado de sucessão ontogenética, é importante em sistemas onde insetos vivem associados às árvores nas Florestas Tropicais (Fonseca e Benson, 2003). Investigando essa questão Fonseca e col. (2006) estudaram o padrão de distribuição temporal de galhas em *Cryptocarya aschersoniana* (Lauraceae), planta típica das Florestas de Araucária do Sul do Brasil. Duas espécies não-determinadas de galhadores foram registradas, apresentando padrões de densidade distintos entre as classes de altura da planta, que representam uma medida de desenvolvimento ontogenético. Enquanto a densidade do galhador Hymenoptera decresceu aproximadamente 50 vezes das plantas pequenas para as árvores de dossel, a densidade do galhador Hemiptera aumentou 10 vezes. Segundo eles, análises de rota demonstraram que a densidade do Hymenoptera foi maior em plantas menores, independente das outras características do hospedeiro, enquanto que a densidade do Hemiptera foi maior em plantas que exibiam folhas menores.

A sucessão é contínua nas comunidades biológicas, porém inúmeros fatores, naturais ou antrópicos, podem intensificar os processos sucessionais. É o caso das perturbações provocadas pelo fogo natural no Cerrado, que altera o desenvolvimento das plantas hospedeiras e força o brotamento após uma queimada (Durigan e col., 1994). Após a passagem do fogo, as plantas recém brotadas constituem ambientes inexplorados, prontos para serem colonizados pelos insetos herbívoros (Marini-Filho, 2000). O fogo é um dos principais agentes de perturbação das savanas tropicais, determinando, em grande parte, a estrutura da vegetação e, conseqüentemente, a estrutura e as interações de toda a comunidade (Coutinho, 1982).

Marini-Filho (2000) estudou o efeito do fogo sobre a recolonização de áreas de cerrado sensu stricto do Brasil Central por uma espécie galhadora de *Andira humilis* (Fabaceae), uma minadora de *Roupala montana* (Proteaceae) e outra minadora de *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae). Ele concluiu, entre outras coisas, que para os diferentes sistemas a colonização é exógena, varia com a distância de áreas não queimadas, e que os herbívoros colonizaram as plantas simultaneamente com a produção de novas folhas e decrescendo à medida que as folhas amadureciam. A preferência dos insetos pelas plantas recém brotadas e com folhas novas sugere que esses insetos endófitos colonizam a planta apenas em estágio inicial de desenvolvimento, sendo as plantas e folhas velhas possivelmente utilizadas por outras guildas de insetos herbívo-

ros.

Considerações finais

Observando os resultados das pesquisas de temporalidade é possível identificar padrões distintos para as diferentes guildas. Insetos endófitos (galhadores e minadores), por exemplo, por serem mais especializados, parecem ser bem mais dependentes de fenômenos de sincronia com suas plantas hospedeiras. Ocorrer ao mesmo tempo em que suas plantas, parece ser mais importante para esses insetos do que as condições proporcionadas pela sazonalidade. Insetos de vida livre, por outro lado, por serem mais generalistas, tendem a ter suas distribuições mais condicionadas à períodos do ano mais propícios, como os meses chuvosos (sazonalidade). Entretanto, como essas conclusões são baseadas em uma quantidade limitada de trabalhos, novas investigações são importantes para fortalecer essas observações bem como elucidar padrões mais robustos.

Interação entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras sem dúvida representam um universo de possibilidade de pesquisas. Flutuações sazonais, dinâmicas populacionais e sucessão de espécies são apenas alguns dos tópicos que podem ser abordados em relação aos padrões temporais. Apesar disso, é possível constatar que os estudos temporais da diversidade de insetos herbívoros são ainda escassos, sendo que para alguns grupos a carência é acentuada (principalmente insetos endófitos). Além disso, quando se compara a distribuição das pesquisas entre os domínios e biomas neotropicais, é possível perceber que existem lacunas principalmente nas florestas secas (e.g. Caatinga) e florestas tropicais (e.g. Amazônia), onde praticamente não há pesquisas sobre o tema.

A maioria dos trabalhos sobre padrões de diversidade temporal enfoca a sazonalidade de herbívoros de vida livre, já para galhadores e especialmente minadores, as informações são incipientes. Padrões de sazonalidade desses dois grupos devem ser melhor investigados, sobretudo analisando o grau de relação desses insetos com a flutuação sazonal das condições e recursos. Quanto às pesquisas focadas em sincronismo, as informações são ainda mais escassas para minadores. Esses insetos apresentam um nível de associação muito íntimo com suas plantas hospedeiras, o que sugere que a sincronização como um fator importante. Alguns temas como sucessão e ontogenia são pouco abordados para todos os grupos de insetos e correspondem a fatores bastante interessantes que representam questões ainda quase inexploradas para herbívoros.

Agradecimentos

À Viviane Gianluppi Ferro pela oportunidade de desenvolvimento do trabalho na disciplina Ecologia de Insetos e pelas sugestões ao manuscrito; a Isadora Portes pela revisão do resumo em inglês; ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da UFG e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa ao autor.

Bibliografia

- Angelo AC. 2008. Ciclo de vida de *Dasineura gigantea* Angelo e Maia, 1999 (Diptera: Cecidomyiidae). *Floresta* 38: 23-32.
- Angelo AC, DalMolin A. 2007. Interações Herbívoro-Planta e suas Implicações para o Controle Biológico: que tipos de inimigos naturais procurar? In: Pedrosa-Macedo JH, DalMolin A e Smith CW, orgs. *O Araçazeiro: Ecologia e Controle Biológico*. Curitiba, FUFPEF, 71-91.
- Antunes NB, Ribeiro JF. 1999. Aspectos fenológicos de seis espécies vegetais em Matas de Galeria do Distrito Federal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 34: 1517-1527.
- Araújo WS, Santos BB. 2009. Efeitos da sazonalidade e do tamanho da planta hospedeira na abundância de galhas de Cecidomyiidae (Diptera) em *Piper arboreum* (Piperaceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 300-303.
- Araújo WS, Santos BB. 2008. Efeitos do habitat e da sazonalidade na distribuição de insetos galhadores na Serra dos Pirineus, Goiás. *Revista de Biologia Neotropical* 5: 33-39.
- Asch MV, Visser ME. 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* 52: 37-55.
- Barbosa VS, Leal IR, Iannuzzi L, Almeida-Cortez J. 2005. Distribution pattern of herbivorous insects in a Remnant of Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Entomology* 34: 701-711.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Bendicho-Lopez A, Morais HC, Hay JD, Diniz IR. 2006. Lepidópteros folívoros em *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae) no Cerrado Sensu Stricto. *Neotropical Entomology* 35: 182-191.
- Byers JA. 2009. Leaf-mining insects. <<http://www.chemical-ecology.net/insects/leafmine.htm>>. (Acesso em 23/10/2009).
- Cândido LA, Manzi AO, Tota J, Silva PRT, Silva FSM, Santos RMN, Correia FWS. 2007. O clima atual e futuro da Amazônia nos cenários do IPCC: a questão da savanização. *Ciência e Cultura* 59: 44-47.
- Carneiro MAA, Branco CSA, Braga CED, Almada ED, Costa MBM, Maia VC, Fernandes GW. 2009. Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists? *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 365-378.
- Coley PD, Barone JA. 1996. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-35.
- Cornelissen TG, Fernandes GW. 2001. Induced defences in the neotropical tree *Bauhinia brevipes* (Vog.) to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 236-241.
- Coutinho LM. 1982. Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. In: Huntley BJ e Walker BH, editors. *Ecology of tropical savannas: ecological studies, analysis and synthesis*. Berlin: Springer, 273-291.
- Cuevas-Reyes P, Quesada M, Hanson P, Dirzo R, Oyama K. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92: 707-716.
- Dalbem RV, Mendonça MS. 2006. Diversity of Galling Arthropods and Host Plants in a Subtropical Forest of Porto Alegre, Southern Brazil. *Neotropical Entomology* 35: 616-624.
- Danks HV. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. *Canadian Entomologist* 139: 1-44.
- Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM. 2009. Insect-Plant Interactions: New Pathways to a Better Comprehension of Ecological Communities in Neotropical Savannas. *Neotropical Entomology* 38: 159-164.
- Durigan G, Leitão-Filho H, Rodrigues RR. 1994. Phytosociology and structure of a frequently burned cerrado vegetation in SE-Brazil. *Flora* 189: 153-160.
- Fagundes M, Gonçalves CL. 2005. Ataque de um inseto galhador (Diptera: Cecidomyiidae) em *Astronium fraxinifolium* (Anacardiaceae) em uma floresta estacional. *Unimontes Científica* 7: 107-114.
- Fernandes GW, Caldeira F, Faria ML, Greco MKB. 2004. Effects of hygrothermal stress, plant richness and architecture on mine insect diversity. *Biotropica* 36: 240-247.
- Fernandes GW, Paula AS, Loyola R. 1995. Distribuição diferencial de insetos galhadores entre habitats e seu possível uso como bioindicadores. *Vida Silvestre Neotropical* 4: 133-139.
- Fonseca CR, Benson WW. 2003. Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. *Oikos* 102: 407-412.
- Fonseca CR, Fleck T, Fernandes GW. 2006. Processes Driving Ontogenetic Succession of Galls in a Canopy Tree. *Biotropica* 38: 514-521.
- Franco AC. 2002. Ecophysiology of woody plants. In: Oliveira PS e Marquis RJ, editors. *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*. Irvington: Columbia University Press, 178-197.
- Hortal J, Roura-Pascual N, Sanders NJ, Rahbek C. 2010. Understanding (insect) species distributions across spatial scales. *Ecography* 33: 51-53.
- Hopkins GW e Memmott J. 2003. Seasonality of a tropical leaf-mining moth: leaf availability versus enemy-free space. *Ecological Entomology* 28: 687-693.
- Lewinsohn TM, Novotny V, Basset Y. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36: 597-520.
- Marini-Filho OJ. 2000. Distance-limited recolonization of burned Cerrado by leaf-miners and gallers in Central Brazil. *Environmental Entomology* 29: 901-906.
- Marquis RJ, Diniz IR, Morais HC. 2001. Patterns and correlates of interespecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 17: 127-148.
- Marquis RJ, Morais HC, Diniz IR. 2002. Interactions among Cerrado plants and their herbivores: unique or typical? *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*. Irvington: Columbia University Press, 306-328.
- Martins RP, Barbeitos MS. 2000. Adaptações de insetos e mudanças no ambiente: Ecologia e evolução da diapausa. In: Martins RP, Lewinsohn TM e Barbeitos MS, editors. *Ecologia e comportamento de insetos*. Rio de Janeiro: Série Oecologia Brasiliensis, 149-192.
- McCoy ED. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58: 313-22.
- Mendonça MS. 2001. Galling insects diversity patterns: the resource synchronization hypothesis. *Oikos* 95: 171-176.
- Morais HC, Diniz IR, Silva DMS. 1999. Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* 47: 1025-1033.
- Nepomuceno AL, N Neumaier, JRB Farias, Oya T. 2001. Tolerância à seca em plantas. *Biociência* 11: 12-18.
- Nestel D, Cohen H, Saphir N, Klein M, Mendel A. 1995. Spatial Distribution of Scale Insects: Comparative Study Using Taylor's Power Law. *Environmental Entomology* 24: 506-

- 512.
- Oliveira ALH, Nessimian JL. 2010. Spatial distribution and functional feeding groups of aquatic insect communities in Serra da Bocaina streams, southeastern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 424-441.
- Oliveira CM, Frizzas MR. 2008. Insetos de Cerrado: distribuição estacional e abundância. *Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento* 216: 1-26.
- Oliveira MAS, Sampaio JBR, Gomes AC. 2001. Dinâmica populacional do bicho-mineiro (*Perileucoptera coffeella*) em cafeeiro no Distrito Federal. Planaltina: Embrapa Cerrados.
- Oliveira PO. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In: Sano SM e Almeida SP, editors. *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina: Embrapa-CPAC, 169-192.
- Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MPS. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27: 132-136.
- Price PW. 1992. Plant resources as the mechanistic basis for insect diversity population dynamics. In: Hunter MD, Ohgushi T, Price PW, editors. *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. New York, 139-174.
- Price PW. 1997. *Insect Ecology*. New York: Wiley.
- Price PW, Waring GW, Fernandes GW. 1986. Hypotheses on the adaptative nature of galls. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 88: 361-363.
- Price PW, Fernandes GW, Lara ACF, Brawn J, Barrios H, Wright M, Ribeiro SP, Rothcliff N. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of Biogeography* 25: 581-91
- Ribeiro SP, Fernandes GW. 2000. Interações entre insetos e plantas no Cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. In: Martins RP, Lewinsohn TM e Barbeitos MS, editors. *Ecologia e comportamento de insetos*. Rio de Janeiro: Série Oecologia Brasiliensis, 299-320.
- Ribeiro JS, Walter BMT. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM e Almeida SP, editors. *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina: Embrapa-CPAC, 89-166.
- Rondon J. 2009. Padrões fenológicos em populações de espécies arbóreas do Cerrado. Disponível em: <http://www.ib.unicamp.br>. Acesso em: 22 de outubro de 2009.
- Rosenzweig ML. 1999. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Santos JP, Redaelli LR, Dal Soglio FK, Foelkel E, Costa VA. 2009. Variação sazonal de lepidópteros minadores e seus parasitóides em plantas de crescimento espontâneo em pomar orgânico de citros em Montenegro, RS, Brasil. *Arquivos do Instituto de Biologia* 76: 381-391.
- Silva NAP, Frizzas MR, Oliveira CM. 2011. Seasonality in insect abundance in the "Cerrado" of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 55: 79-87.
- Southwood TRE. 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology* 30: 1-8
- Southwood TRE, Wint GRW, Kennedy CEJ, Greenwood SR. 2004. Seasonality, abundance, species richness and specificity of phytophagous guild of insects on oak (*Quercus*) canopies. *European Journal of Entomology* 101:43-50.
- Stone GN, Schönrogge K. 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology e Evolution* 18: 512- 522.
- Strong DR, McCoy ED, Rey JR. 1977. Time and the number of herbivore species: the pests of sugarcane. *Ecology* 58:167-75.
- Sujii ER, Garcia MA, Fontes EMG, Silva SMB, Emeyer JFCA. 2001. Soil temperature and diapause maintenance in eggs of the spittlebug, *Deois flavopicta* (Hemiptera: Cercopidae). *Brazilian Journal of Biology* 61: 605-613.
- Walter BMT. 2006. *Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas*. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília. Brasília, DF, Brasil. 389p.
- Wolda H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 47: 369-381.
- Wolda H. 1988. Insect Seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 1-18.
- Yukawa J. 2000. Synchronization of gallers with host plant phenology. *Population Ecology* 42: 105-113.
- Yukawa J, Akimoto K. 2006. Influence of synchronization between adult emergence and host plant phenology on the population density of *Pseudasphondylia neolitsea* (Diptera: Cecidomyiidae) inducing leaf galls on *Neolitsea sericea* (Lauraceae). *Population Ecology* 48: 13-21.