



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E**  
**CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS**

---

**FLÁVIO RODRIGUES OLIVEIRA**

**MECANISMOS DE DEFESA CONTRA HERBIVORIA EM**  
**ESPÉCIES VEGETAIS DO CERRADO: O PAPEL DO SILÍCIO,**  
**NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS E LÁTEX**

---

**Uberlândia**

**2004**

SISBI/UFU



1000214395

**FLÁVIO RODRIGUES OLIVEIRA**

**MECANISMOS DE DEFESA CONTRA A HERBIVORIA EM  
ESPÉCIES VEGETAIS DO CERRADO: O PAPEL DO SILÍCIO,  
NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS E LÁTEX**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre.

**Orientador: Prof. Dr. Kleber Del Claro**

**UBERLÂNDIA  
Fevereiro-2004**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
BIBLIOTECA

SISBI/UFU

214395

D

FU000320420

O48m

Oliveira, Flávio Rodrigues, 1974

Mecanismos de defesa contra herbivoria em espécies vegetais de cerrado: o papel do silício, nectários extraflorais e látex / Flávio Rodrigues Oliveira. – Uberlândia, 2004.

41f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Kleber Del Claro.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Ecossistema – Teses. 2. Silício – Teses. 3. Nectários – Teses. 4. Látex – Teses. I. Del-Claro, Kleber. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574.4 (043.3)

Flávio Rodrigues Oliveira

MON  
574.4  
048 m  
TES/ME m

**MECANISMOS DE DEFESA EM ESPÉCIES VEGETAIS DO  
CERRADO: O PAPEL DO SILÍCIO, NECTÁRIOS  
EXTRAFLORAIS E LÁTEX**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre.

HOMOLOGADA PELA BANCA EXAMINADORA EM     /     /    

Nota:    

  
Prof. Dr. Kleber Del Claro - UFU

Orientador

  
Prof. Dr. Gaspar H. Korndörfer - UFU

Co-orientador

  
Prof. Dra. Elenice Mouro Varanda - USP

Titular

Prof. Dr. Heraldo Vasconcelos

Suplente

UBERLÂNDIA  
Fevereiro - 2004

*Aos meus familiares  
como sempre*

## AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida.

A toda a minha família, pela confiança, motivação e amor.

Aos meus pais Maria José e Clóvis, pelo constante apoio.

A minha querida esposa Patrícia, pelo carinho e apoio.

Ao Prof. Dr. Kleber Del Claro, braço amigo em toda a minha jornada.

Ao Prof. Dr. Gaspar H. Korndörfer, pela co-orientação neste estudo.

A Profa. Dra. Elenice Mouro Varanda, pelas críticas e sugestões.

Aos amigos Roberto, Cláudia e Adelino, pela força nesta caminhada.

Aos amigos e colegas, pela força e vibração em relação a esta jornada.

Aos professores, funcionários e colegas de Curso, pela convivência harmoniosa.

Aos funcionários do LAFER, pela ajuda nas análises de silício.

Aos diretores do CCPIU, pela permissão e disponibilidade da área de estudo.

A CAPES, pela concessão de bolsa durante meu estudo.

Muito obrigado!

*“Quicquid fit cum virtute  
fit cum gloria”*

**Publius Syrius**

OLIVEIRA, Flávio Rodrigues. 2004. **Mecanismos de defesa contra herbivoria em espécies vegetais do cerrado: o papel do silício e nectários extraflorais**. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais) – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia-MG. 41p.

## RESUMO

Os mecanismos de defesas em espécies vegetais têm ganhado destaque nos estudos de ecologia. Entretanto, pouca relevância tem sido atribuída ao elemento silício como agente defensivo nas plantas. Neste estudo procurou-se investigar estratégias de defesa contra a herbivoria no Cerrado, correlacionando-se defesas químicas (concentração de silício foliar) à presença ou ausência de defesas bióticas (nectários extraflorais ou NEFs). Foram amostradas 15 espécies arbóreas (05 com NEFs, 10 sem NEFs) quanto a sua concentração de silício e herbivoria foliar. Os resultados sugerem que o silício é um agente eficiente na redução da ação de herbívoros em espécies que o acumulam. Plantas portadoras de NEFs não acumulam silício, contudo, a presença destas glândulas constitui um eficiente mecanismo de defesa no cerrado. Sugere-se que as plantas do cerrado não utilizam apenas um mecanismo defensivo, pois os mesmos não se apresentam independentes e nem mais efetivos uns em relação aos outros. A seleção de diferentes mecanismos de defesa está sujeita a pressões ecológicas específicas, não se pode concluir, portanto, que uma defesa seja superior ou mais vantajosa que outra, mas apenas mais adequada a uma situação.

**Palavras-chave:** Concentração de silício foliar; Defesa biótica; Savana brasileira.



OLIVEIRA, Flávio Rodrigues. 2004. **Defense mechanisms against herbivory in plant species of the savannah: the paper of the silicon and extrafloral nectaries**. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais) – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia-MG. 41p.

### ABSTRACT

Defensive mechanisms in plant species have been received great attention in ecological studies. However, low importance is giving to silicon as a defensive agent in plants. In the present study we investigated defensive strategies against herbivory in Brazilian Savannah, related to chemical defenses (foliar silicon content) and the presence or absence of biotic defenses (extrafloral nectaries, EFNs). We sampled 15 tree species were sampled (five with NEFs and 10 without these glands) and investigated silicon content in the tissue and foliar herbivory. The results suggested that silicon is an effective agent to reduce herbivores action of in such species that accumulate this element. Plants bearing EFNs do not accumulate silicon however, the presence of these EFNs constitutes an efficient defense against herbivory in the Brazilian Savannah. We suggest that the plants do not use only one defensive mechanism, all the time and we can not to point one as more effective in relation to the others. The selection for the defensive mechanism is subject of specific ecological pressures, not being able to one to say, therefore, that one choice is superior or more advantageous than other.

**Word-keys:** Foliar silicon content; Biotic defenses; Brazilian Savannah.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Mapa da Reserva de Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU)..... 20
- Figura 2** – Espécies vegetais estudadas no Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia ... 23  
Espécies A, E, H, I, J, L, M, N e O (Giselda Duringan).  
Espécies B, C, D, F, G e K (Harri Lorenzi, 1998).
- Figura 3** – Correlação de Spearman entre a concentração de silício e as taxas de herbivoria em folhas maduras. Em (A) todas as 150 plantas. Em (B) plantas com teores de silício inferior a 1%. Em (C) plantas com teores de silício superior a 1%. Em (D) diferença significativa na herbivoria de folhas maduras para plantas com teores de silício superior e inferior a 1%, teste “U” de Mann-Whitney ..... 26
- Figura 4** – Diferença significativa quanto ao número de formigas em plantas com nectários extraflorais ativos e inativos. Teste “U” de Mann-Whitney..... 27
- Figura 5** – Percentagem de herbivoria com e sem nectários extraflorais. Coluna cheia representa a herbivoria em folhas jovens e coluna vazia a herbivoria em folhas maduras..... 28
- Figura 6** – Teste “U” de Mann-Whitney para plantas com e sem nectários extraflorais. Em (A) herbivoria em folhas maduras. Em (B) concentração de silício nas folhas..... 28
- Figura 7** – Correlação de Spearman entre as taxas de concentração de silício e as taxas de herbivoria em folhas maduras. Em (A) plantas sem nectários extraflorais. Em (B) plantas com nectários extraflorais ..... 29

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Espécies e respectivos teores de silício das plantas estudadas na Reserva de Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG. Tabela organizada por ordem alfabética de famílias ..... 21
- Tabela 2** – Espécies e respectivos teores de silício ( $\bar{x} \pm 1SD$ ; % Si por peso seco de folha madura), taxa de herbivoria em folhas maduras, jovens e total ( $\bar{x} \pm 1SD$ ; % de dano foliar por herbívoros mastigadores). A tabela foi arranjada pelos maiores valores no teor de silício ..... 25
- Tabela 3** – Período de atividade dos nectários extraflorais de cinco espécies estudadas no Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG ..... 26

**LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS**

ABNT	Associação Brasileira de Normas Técnicas
CAPES	Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
CCPIU	Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia
LAFER	Laboratório de Análise Foliar e Fertilizantes
LECI	Laboratório e Ecologia Comportamental e Interações
NEFs	Nectários Extraflorais
Si	Silício
UFU	Universidade Federal de Uberlândia

**SUMÁRIO**

<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>13</b>
<b>Herbivoria e Defesas Vegetais .....</b>	<b>13</b>
<b>Silício como Mecanismo de Defesa .....</b>	<b>14</b>
<b>Defesas Mutualísticas .....</b>	<b>16</b>
<b>Interações Tri-tróficas.....</b>	<b>17</b>
<b>OBJETIVOS GERAIS.....</b>	<b>18</b>
<b>OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....</b>	<b>18</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>19</b>
<b>Período e Local de Estudo.....</b>	<b>19</b>
<b>Espécies Vegetais .....</b>	<b>19</b>
<b>Determinação de Silício Foliar .....</b>	<b>21</b>
<b>Determinação do Dano Foliar.....</b>	<b>22</b>
<b>Atividades dos Nectários Extraflorais .....</b>	<b>22</b>
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>24</b>
<b>Concentração de Silício e Herbivoria Foliar .....</b>	<b>24</b>
<b>Atividade dos Nectários Extraflorais .....</b>	<b>26</b>
<b>Visitantes em Plantas com NEFs .....</b>	<b>27</b>
<b>Herbivoria e Silício em Plantas com e sem NEFs .....</b>	<b>27</b>
<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>30</b>
<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>32</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>33</b>

## INTRODUÇÃO

### Herbivoria e Defesas Vegetais

Como os herbívoros podem consumir quaisquer partes vegetais, o agravo da herbivoria sobre o valor adaptativo da planta estará intimamente ligado ao tipo de tecido consumido (Marquis & Braker, 1994). Em sua grande maioria os herbívoros reduzem a área fotossintética da planta e, em longo prazo, reduzem o seu crescimento (Edwards & Wratten, 1981). A herbivoria intensa pode reduzir a produção de biomassa vegetal anual (McNaughton et al., 1985).

Por muito tempo, predições teóricas sugeriram que as plantas interagem de modo complexo com os herbívoros e patógenos que as infestam. Usando suas defesas as plantas afetam o comportamento dos herbívoros (Bernays et al., 1989; Karban & Baldwin, 1997; Agrawal, 2000; Agrawal & Klein, 2000; Jones, 2001). As defesas relacionadas a herbivoria podem estar conspícua e permanentemente presentes nas plantas (defesas constitutivas) ou serem induzidas como resposta aos danos provocados por herbívoros (Agrawal, 1999).

No que diz respeito a herbivoria foliar, diversos estudos demonstram que folhas jovens são preferidas pelos herbívoros em detrimento às folhas maduras (Coley & Aide, 1991). Segundo Coley & Barone, (1996) as taxas diárias de danos foliares em folhas jovens superam em até 25 vezes a de folhas maduras. Tal seleção decorre do fato de que, para os herbívoros, as folhas jovens são melhores do ponto de vista nutricional (Cates, 1980).

Em virtude dos danos causados pela herbivoria as plantas desenvolveram diferentes estratégias em resposta a ação de herbívoros, patógenos e outros inimigos naturais (Gullan & Cranston, 1994; Karban & Baldwin, 1997). Os mecanismos anti-herbivoria compreendem as seguintes categorias: defesas mecânicas ou morfológicas (dureza da folha e presença de tricomas, espinhos e látex) (Lucas et al., 2000); defesas químicas (silício, antocianinas e outros compostos secundários como alcalóides e taninos) (Carvalho, 1998; Dicke, 2000); defesas temporais (idade da folha e tempo de expansão) (Moles & Westoby, 2000); defesa espaciais (padrões de distribuição espacial de populações de plantas hospedeiras) (Edwards & Wratten, 1981) e defesas bióticas (associação com organismos mutualísticos, principalmente formigas) (Del-Claro & Oliveira, 1999; Blüthgen et al., 2000).

## Silício como Mecanismo de Defesa

Dentre os diversos mecanismos de defesas exibidos pelas plantas, a absorção e o acúmulo de silício (Si) nas partes vegetativas tem ganhado a atenção de muitos autores, principalmente em sistemas agropastoris, (Datnoff, 1992; Korndörfer & Datnoff, 1995; Savant et al., 1997; Carvalho, 1998; Lima-Filho et al., 1999a; Wang et al., 2000). Há evidências de que o silício, quando prontamente disponível às plantas, pode ter um papel importante no crescimento, resistência a dano mecânico, resistência a doenças fúngicas e herbivoria (Epstein, 1994).

O Si é um elemento com propriedades elétricas e físicas de um semimetal, desempenhando no reino mineral um papel cuja importância pode ser comparável ao do carbono nos reinos vegetal e animal (Lima-Filho et al., 1999b). É o segundo elemento com maior abundância na crosta terrestre, 27% em massa, superado apenas pelo oxigênio (Epstein, 1994). É encontrado somente em formas combinadas, como sílica e minerais silicatados, sendo os mais comuns, o quartzo, os feldspatos alcalinos e os plagioclásios. Os dois últimos são aluminossilicatos, contribuindo significativamente com o conteúdo de alumínio na crosta (Marschener, 1995).

O Si absorvido pelas raízes de plantas vasculares, é transportado até as folhas e, eventualmente, depositado nos tecidos da planta na forma de sílica opala (Jones & Handreck, 1969). Esta sílica deposita-se intracelularmente (todo ou parte do lúmen celular é ocupado por sílica opala) ou extracelularmente (depositada nos espaços intercelulares, ou formando uma lâmina externa em células epidérmicas). Depois de depositada, a sílica opala não é mais removida. Um estudo realizado por Laroche (1969), mostrou que as cinzas da planta cavalinha, *Esquisetum arvense*, possuía cerca de 50% de silício em forma de  $\text{SiO}_2$  e que a maior concentração ocorria na epiderme, onde se dispunha de pequenas massas brilhantes visíveis apenas ao microscópio.

A disponibilidade do silício no solo, bem como sua absorção e acúmulo pelas plantas, não têm sido fatores estudados com a intensidade que merecem, notadamente, se comparado com os demais nutrientes essenciais para as plantas (macro e micronutrientes). O crescimento e produtividade de muitas gramíneas (arroz, cana-de-açúcar, sorgo, milho, aveia, trigo, milho, grama kikuyu, grama bermuda, etc.) (Zeyen, 2002; Kobayashi et al., 2002; Rodrigues et al., 2002; Bollich & Matichenkov, 2002; Berthelsen et al., 2002) e algumas espécies não gramíneas (alfafa, feijão, tomate, alface e repolho) (Datnoff et al., 2001; Sugiyama & Ae,

2002) têm mostrado aumento de produtividade com o incremento na disponibilidade de Si (Elawar Jr. & Green, 1979).

Todas as plantas vasculares diferem na capacidade de absorver o silício e, em decorrência desta diferença, Takahashi & Miyake (1977) definiram as plantas em acumuladoras e não-acumuladoras de silício. Epstein (1994) define as espécies acumuladoras de silício como sendo aquelas aptas a absorver e acumular mais de 1% de silício em peso seco de folha. Já plantas não-acumuladoras de silício absorvem um valor correspondente à 0,25%.

Djamin & Pathak (1967) demonstraram que a incisão das mandíbulas de uma larva que utiliza talos de plantas de arroz como alimento, foram danificadas devido ao alto acúmulo de silício. McNaughton et al. (1985) demonstraram que o acúmulo de silício nas plantas agravava a abrasão das peças bucais de herbívoros pastadores nas savanas africanas. Um outro estudo realizado com lagartas de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae) alimentadas com plantas tratadas com solução de silício, demonstrou a ocorrência de decréscimo na digestibilidade em *Spodoptera eridania*, quando alimentadas com folhas cujo teor de Si era alto (10 e 20% de ácido silícico) (Peterson et al., 1988). Recentemente Goussain et al. (2002) demonstraram que lagartas de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) alimentadas com folhas de milho tratadas com silicato de sódio, tiveram desgastes acentuados na região incisora da mandíbula. Com isso verificou-se um aumento de mortalidade nos segundo e sexto instares.

Diversos estudos acerca da adubação com silício na produção sustentável de arroz (Savant et al., 1997) mostram aumento de produtividade devido ao mecanismo de resistência conferido pelo Si na sua associação com os componentes da parede celular. Este elemento tende a ser imediatamente depositado logo abaixo da cutícula da epiderme de folhas de arroz, formando uma camada de 2,5 $\mu$ m de espessura que dificulta a ação das enzimas de degradação (Jones & Handreck, 1969). Acredita-se que a camada epidérmica silicatada, constituída pelas paredes celulósicas, possam prevenir a penetração física do aparelho bucal de insetos e/ou de fungos que utilizem degradação enzimática (Datnoff et al., 2001).

O papel do Si incorporado à parede celular é análogo ao da lignina, que é um componente estrutural resistente à compressão (Lima-Filho et al., 1999b). Contudo, a função do silício como mecanismo de defesa não se atribui somente à barreira física, ele também pode formar complexos com compostos fenólicos e elevar a síntese e mobilidade destes no apoplasto (Lima-Filho et al., 1999b). Esta resposta de natureza química é expressa através de uma reação em cadeia de várias mudanças bioquímicas associadas, caracterizando uma resposta de defesa rápida e prolongada (Chérif et al., 1994).



## Defesas Mutualísticas

Mutualismo pode ser definido como uma interação interespecífica envolvendo um benefício mútuo em termos de aumento no valor adaptativo para as espécies envolvidas (Bronstein, 1998; Agrawal & Fordyce 2000). Entre plantas e formigas, por exemplo, o mutualismo é um sistema simbiótico, algumas vezes obrigatório, nos quais as plantas podem fornecer local para nidificação (truncos ocos, domátias, ramos mortos) (Janzen, 1966; Agrawal et al., 2000) e/ou alimentos (néctar extrafloral ou corpúsculos Beltianos) (Janzen, 1966; Del-Claro, 1995) para as formigas. Em todos os casos a redução do dano causado por insetos fitófagos, devido à ação predatória e agressiva das formigas, é apontada como sendo o principal benefício obtido pelas plantas com a interação.

Os nectários extraflorais (NEFs) ocorrem mais comumente em partes vegetativas das plantas (Oliveira & Leitão-Filho, 1987), podem ser encontrados em 25% das espécies da flora arbórea dos cerrados do Brasil (Oliveira & Oliveira-Filho, 1991). NEFs são estruturas glandulares secretoras de néctar que não estão associados à polinização (Fiala & Maschwitz, 1991). O néctar extrafloral é possivelmente o mais comum dos alimentos oferecidos pelas plantas às formigas (Del-Claro, 1995). Essas glândulas encontram-se geralmente fora das flores, ocorrendo em muitas taxas vegetais, principalmente em Angiospermas (Elias, 1983; Koptur & Truong, 1998). NEFs são comuns em espécies que apresentam mirmecofilia, assim como em plantas que exibem interações facultativas com formigas (Beckmann & Stucky, 1981; Fiala & Maschwitz, 1991; Del-Claro et al., 1996; Réu-Júnior, 1999). Essas glândulas são extremamente variáveis quanto à estrutura e morfologia, variando de simples glândulas superficiais, ditas achatadas, a elaborados cálices, abas ou talos com pêlos e pigmentações contrastantes, ditas glândulas elevadas. NEFs podem, virtualmente, ocorrer em todas as partes aéreas da planta, sendo comuns em folhas, pecíolos, ramos, estípulas ou próximos às partes reprodutivas (Bentley, 1976; Elias, 1983; Oliveira & Leitão-Filho, 1987; Oliveira, 1994).

Formigas são os visitantes mais freqüentes em nectários extraflorais, mas uma gama diferente de outros insetos (baratas, moscas, vespas, abelhas, borboletas e outros) também pode se alimentar das secreções destas glândulas (Oliveira & Oliveira-Filho, 1991), até mesmo aranhas Salticidae já foram observadas sobre NEFs (Ruhren & Handel, 1999), possivelmente, complementado sua dieta com açúcares destas secreções.

Alguns estudos, através de experimentações ou manipulações em ambiente natural, têm demonstrado que as formigas podem efetivamente proteger plantas contra o ataque de herbívoros. Algumas espécies de acácia da Costa Rica são protegidas pelas formigas que

vivem em domátias na base de suas folhas, essas formigas do gênero *Pseudomyrmex* atacam os herbívoros em potencial e também podam trepadeiras que estejam crescendo sobre a hospedeira (Janzen, 1966). A planta por sua vez oferece alimento para a formiga mutualista na forma de néctar extrafloral e corpúsculos Beltianos ricos em lipídeos e proteínas, mas oferece também espinhos estipulares ocos nos troncos, onde as formigas nidificam (Janzen, 1966). No Brasil, relações similares ocorrem em muitas espécies mirmecófitas da Amazônia, principalmente (Benson, 1985). Oliveira et al. (1987) foram os primeiros a apresentarem evidências experimentais de que formigas teriam o potencial para deter herbívoros em plantas com NEFs no cerrado. Del-Claro et al. (1996), estudando a ecologia de *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae), árvore comum do cerrado mineiro, demonstraram que as formigas visitantes dos NEFs (sete espécies observadas), reduziram a herbivoria de folhas e botões florais.

### **Interações Tri-Tróficas**

Interações entre plantas, herbívoros e predadores, podem apresentar resultados condicionais à espécie de predador associado ou também a variações temporais, como clima e outros fatores bióticos e abióticos (Bronstein, 1994, 1998). Em ambientes terrestres, interações tróficas são fortemente modificadas pela química, morfologia e comportamento de cada organismo (Agrawal, 2000b). Thompson (1989) sugere a aplicação do termo “escape e co-evolução radial”, ao processo de evolução das interações insetos-plantas. Neste modelo, uma espécie de planta, sob seleção de herbívoros, evoluiria numa nova defesa que a protegeria da herbivoria. Contudo, o processo co-evolutivo tanto requer como produz um certo grau de especialização na interação entre espécies, ainda que nem toda interação especializada seja fruto de co-evolução (Thompson, 1994). Desta forma, o estudo de interações ecológicas é importante sob diversos aspectos. Sob o ponto de vista teórico, contribui para o conhecimento das forças que condicionam os padrões de distribuição e abundância dos organismos, que é o objetivo da Ecologia (Begon et al., 1996) e, no sentido prático, permite manipular as interações para que resultem em um melhor controle de pragas agrícolas e, conseqüentemente, na redução do uso de pesticidas.

## **OBJETIVOS GERAIS**

Esse estudo teve como objetivo geral relacionar a herbivoria causada por insetos fitófagos com os mecanismos de defesa da planta hospedeira, verificando a eficiência de suas defesas físicas (concentração de silício) e defesas bióticas envolvendo interações tri-tróficas (herbivorios/plantas/formigas) na vegetação de cerrado.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

Este estudo teve como objetivos específicos (1) verificar o papel do elemento silício na defesa contra a herbivoria de plantas com ou sem nectários extraflorais (defesas bióticas) no cerrado e (2) produzir um banco de dados para outros estudos desenvolvidos no bioma Cerrado, com relação à concentração de silício nas plantas.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Período e Local de Estudo

O estudo de campo foi realizado no período de abril de 2000 a agosto de 2001 na área da reserva de Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG ( $18^{\circ} 57' S : 48^{\circ} 17' W$ ) (FIGURA 1). Essa reserva, com 640 hectares está situada à oeste no perímetro urbano, apresenta áreas de cerrado (*sensu stricto*) (Goodland, 1971), campo sujo e vereda incluindo pequenas manchas de mata mesófila (Schiavini & Araújo, 1989). Quanto à densidade do estrato arbustivo e até mesmo quanto à composição florística, o cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG é considerado um cerrado típico (Appolinario & Schiavini, 2002).

O clima da região é Aw megatérmico segundo a classificação de Köppen, com temperatura média anual de  $22^{\circ}C$  e total pluviométrico de 1500 mm/ano (Rosa et al, 1991). A sazonalidade é acentuada, com uma estação seca bem definida de maio a setembro e outra chuvosa de outubro a abril (Rosa et al, 1991).

### Espécies Vegetais

O estudo proposto nesta dissertação teve como modelos experimentais 15 espécies de plantas de cerrado em maior abundância sendo: cinco com presença de NEFs; cinco com teores de silício inferior a 1% e cinco com teores de silício superiores a 1% (TABELA 1 e FIGURA 2). Tais escolhas foram baseadas em estudos realizados por Oliveira (1994), Cabral (1995) e Pinheiro-Filho (1999). Foram vistoriadas 50 plantas de cada espécie, totalizando 750 indivíduos amostrados.

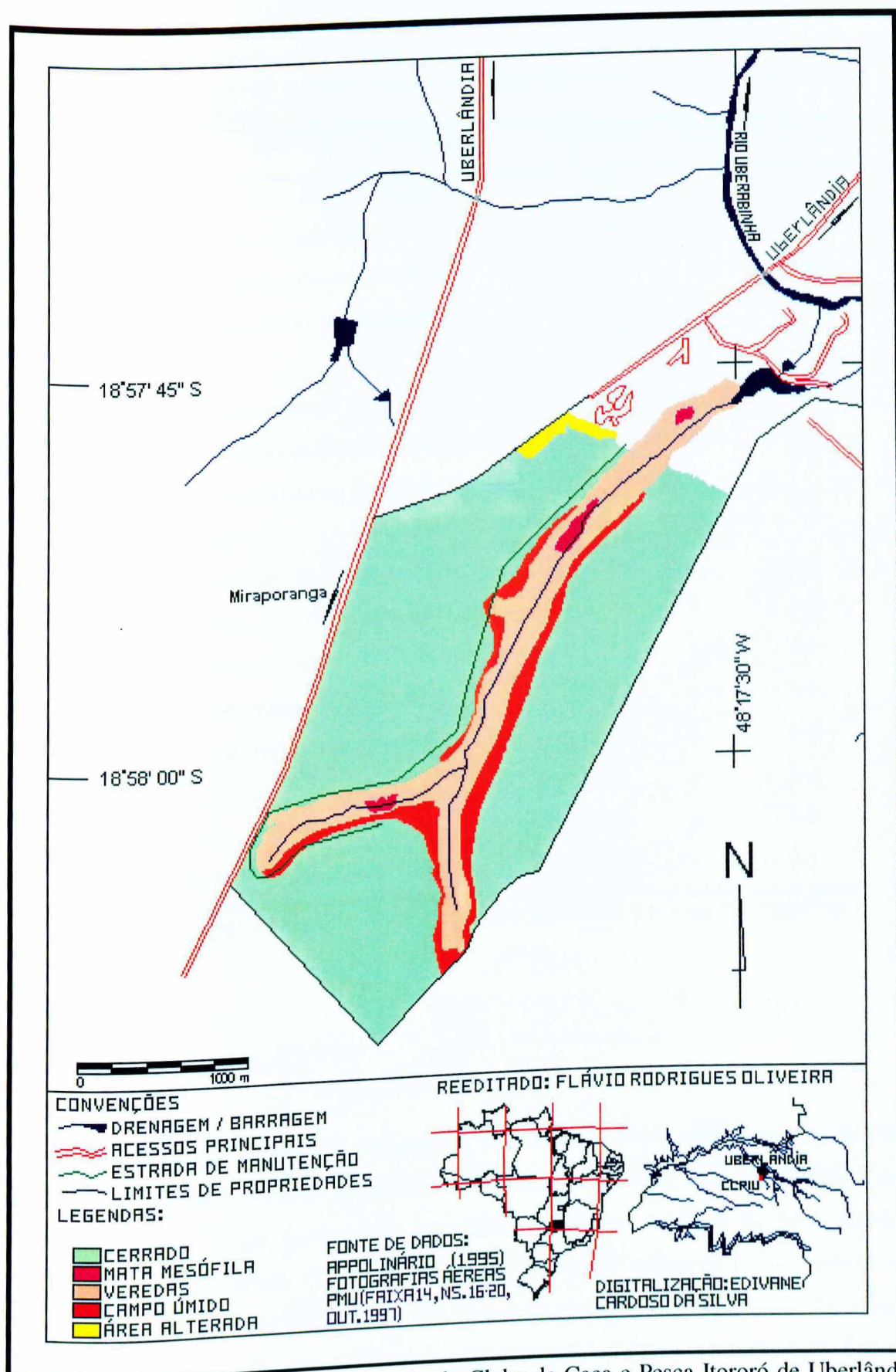


FIGURA 1 – Mapa da Reserva de Cerrado do Clube de Caça e Pesca Ipororó de Uberlândia (CCPIU).

Tabela 1 – Espécies e respectivos teores de silício das plantas estudadas na Reserva de Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG. Tabela organizada por ordem alfabética de famílias.

FAMÍLIAS	ESPÉCIES (AUTORES)	SILÍCIO	NEFs	FIGURAS
Bignoniaceae	<i>Tabebuia ochracea</i> (Standl.)	< 1,0%	p	3-D
Dilleniaceae	<i>Davilla elliptica</i> (St. Hil.)	> 1,0%	a	3-N
Leguminosae	<i>Dimorphandra mollis</i> (Benth)	> 1,0%	a	3-K
Linaceae	<i>Erythroxylum suberosum</i> (A. St. Hil.)	> 1,0%	a	3-O
Lythraceae	<i>Lafoensia pacari</i> (St. Hil.)	< 1,0%	p	3-B
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassa</i> (Niedenzu)	< 1,0%	a	3-H
Mimosaceae	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Coville)	< 1,0%	p	3-C
Moraceae	<i>Brosimum gaudichaudii</i> (Trécul.)	> 1,0%	a	3-L
Rosaceae	<i>Licania humilis</i> (Cham. & Schlecht)	> 1,0%	a	3-M
Rubiaceae	<i>Palicourea rigida</i> (H. B. & K.)	< 1,0%	a	3-I
Sapotaceae	<i>Pouteria ramiflora</i> (Radlk.)	< 1,0%	a	3-F
Styracaceae	<i>Styrax ferrugineus</i> (Perkins)	< 1,0%	a	3-G
Ternstroeniaceae	<i>Caryocar brasiliense</i> (St. Hi.)	< 1,0%	p	3-A
Vochysiaceae	<i>Qualea multiflora</i> (Mart.)	< 1,0%	p	3-E
	<i>Vochysia cinnamomea</i> (Mart.)	< 1,0%	a	3-J

Na coluna NEFs a letra “a” significa ausência destas glândulas e a letra “p” significa a presença.

### Determinação de Silício Foliar

A análise de silício foliar foi efetuada em 10 plantas de cada espécie, totalizando 150 amostras. Para avaliar a presença deste elemento, foram coletadas de cada planta 50cm<sup>2</sup> de área foliar madura, o que correspondia em média 21 folhas maduras de cada planta. *Stryphnodendron adstringens*, *Caryocar brasiliense*, *Tabebuia ochracea* e *Dimorphandra mollis* por apresentarem área foliar maior que as demais espécies, tiveram apenas 10 folhas retiradas de cada planta. Para que as amostras representassem a planta como um todo, foram traçados dois eixos imaginários de forma a dividi-la em quatro quadrantes onde as folhas

foram coletadas. Esse material foi lavado em laboratório com água destilada para eliminar as impurezas e, em seguida, submetida à secagem em estufa a 65°C, até atingir peso constante. Logo após a secagem, as folhas foram trituradas e acondicionadas em sacos plásticos novos (primeiro uso) e devidamente identificados. Para a determinação de silício foi utilizada metodologia descrita por Elliott & Snyder (1991), sendo todas as análises realizadas no LAFER – Laboratório de Análise Foliar do Instituto de Agronomia da Universidade Federal de Uberlândia/MG.

### **Determinação do Dano Foliar**

Para estimar os danos causados por insetos herbívoros foram amostradas 10 folhas jovens e 10 folhas maduras de cada planta. Para esta análise também foram amostradas 10 plantas de cada espécie. No Laboratório de Ecologia Comportamental e Interações – LECI, da Universidade Federal de Uberlândia – UFU/MG, foram feitas as quantificações de herbivoria, onde as folhas coletadas foram desenhadas em papéis milimetrados. A herbivoria foi estimada em percentagem por meio da proporção de área danificada em relação à área total das folhas, de acordo com método descrito por Del-Claro (1998). Foi realizada apenas uma medição de herbivoria no período final de estudo, em agosto de 2001.

### **Atividades dos Nectários Extraflorais**

Para determinação do período de atividade dos nectários extraflorais (NEFs) foram feitas observações diretas em toda a planta dentro do limite de visão do observador (0,5 a 2,0 m), em todas as espécies que possuíam NEFs. Foram considerados nectários em atividade, todas as glândulas que estavam secretando néctar no momento da observação. Também foram tidos como NEFs ativos todos que estavam sendo visitados por formigas. Tinha-se como ausência indireta da atividade dos NEFs, a presença de gotas de néctar sob ou entre as mandíbulas das formigas Ponerinae. E também, o comportamento de permanecer por alguns segundos com as mandíbulas contatando os NEFs em Formicinae, Mirmicinae e Dolichoderinae.



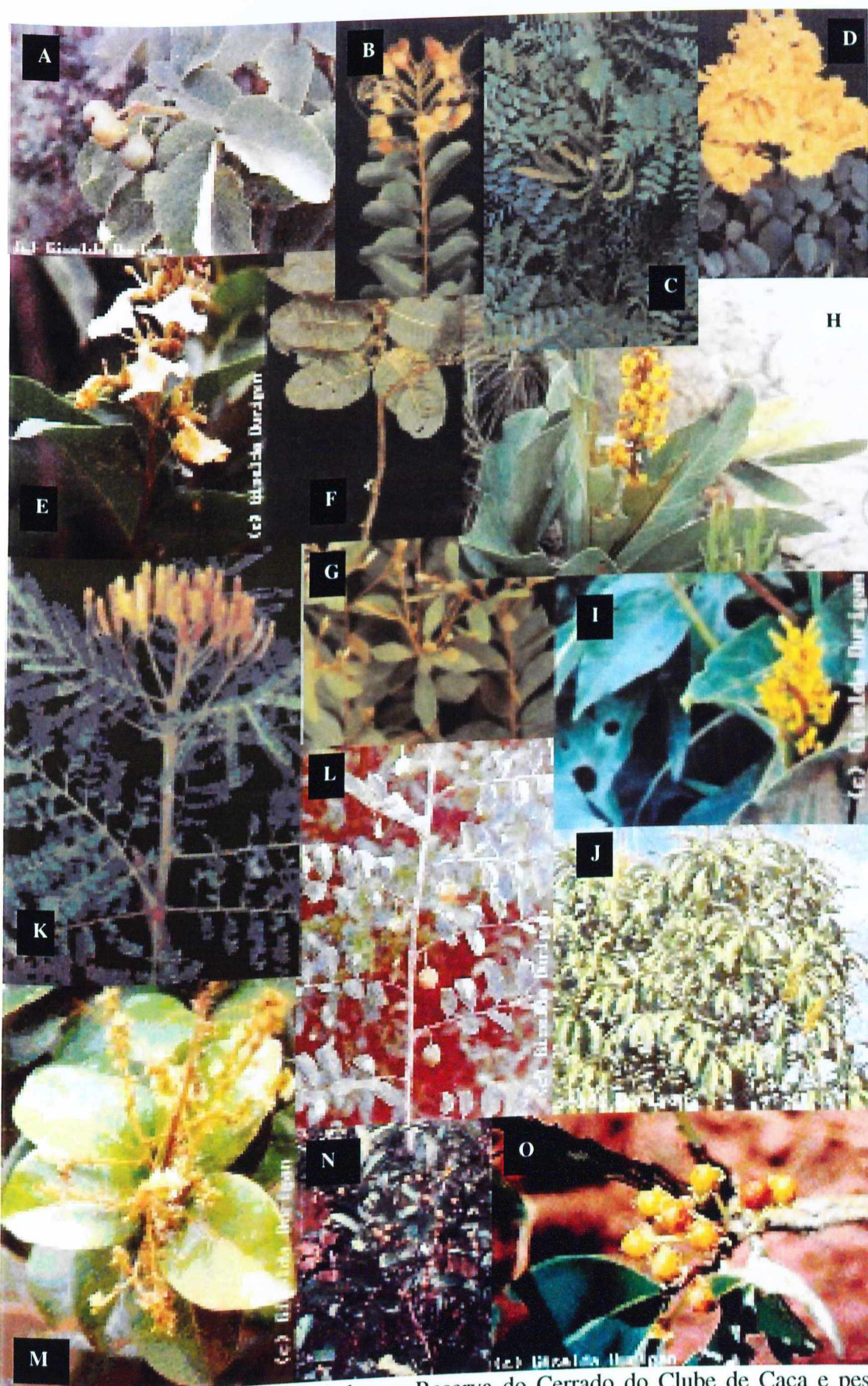


Figura 2 – Espécies vegetais estudadas na Reserva do Cerrado do Clube de Caça e pesca Itororó de Uberlândia/MG.



## RESULTADOS

### Concentração de Silício e Herbivoria Foliar

*Licania humilis* foi a espécie que apresentou a maior concentração de silício em folhas maduras e uma das menores taxas de herbivoria foliar total. *Davilla elliptica* e *Brosimum gaudichaudii* também apresentaram altas concentrações de silício em suas folhas. *Stryphnodendron adstringens* e *Dimorphandra mollis* foram as espécies que apresentaram maiores taxas de herbivoria foliar total e madura. *Styrax ferrugineus* apresentou a maior herbivoria em folhas jovens (TABELA 2).

As espécies detentoras de nectários extraflorais, *Lafoensia pacari*, *Stryphnodendron adstringens* e *Qualea multiflora* apresentaram as menores concentrações de Si em suas folhas, sendo as duas primeiras espécies com teores inferiores a 0,1%. *Brosimum gaudichaudii* registrou a menor herbivoria foliar total e madura. A menor herbivoria em folhas jovens foi registrada em *Vochysia cinnamomea* (TABELA 2).

A análise de todas as plantas quanto à concentração de silício apresentada por cada indivíduo e sua respectiva taxa de herbivoria em folhas maduras, apresentou, correlação linear negativa ( $r^2 = 0,048$ ,  $r = 0,22$ ,  $F_{1,148} = 7,502$ ,  $p < 0,05$ ,  $n = 150$ ), com redução da herbivoria conforme aumenta a concentração de Si nas folhas (FIGURA 3A). Nas 114 plantas em que foi registrado teor de silício inferior a 1%, houve correlação linear negativa ( $r^2 = 0,0028$ ,  $r = 0,05$ ,  $F_{1,112} = 0,310$ ,  $p > 0,05$ , mín. 0,0% e máx. 0,9%), porém não significativa (FIGURA 3B).

Nas demais plantas em que o teor de Si foi superior a 1% ( $n = 36$ ) houve correlação linear negativa com redução da herbivoria pelo aumento de silício foliar (FIGURA 3C). Foi observado diferença significativa na herbivoria em folhas maduras, entre plantas com teor de silício superior a 1% e plantas com teor inferior a 1% ( $U = 908,0$ ,  $Z = 5,034$ ,  $p < 0,05$ ), sendo a diferença maior em plantas com teor de silício inferior a 1% ( $8,2\% \pm 12,3$ ) (FIGURA 3D).

TABELA 2 – Espécies e respectivos teores de silício ( $\bar{x} \pm 1SD$ ; % Si por peso seco de folha madura), taxa de herbivoria em folhas maduras, jovens e total ( $\bar{x} \pm 1SD$ ; % de dano foliar por herbívoros mastigadores). A tabela foi arranjada pelos maiores valores no teor de silício.

ESPÉCIES (FAMÍLIA)	NEFs	SILÍCIO	HERBIVORIA EM FOLHAS		
			TOTAL	MADURAS	JOVENS
<i>Licania humilis</i> (Rosaceae)	a	12,6 ± 2,0 <sup>a</sup>	2,2 ± 2,2 <sup>a</sup>	0,3 ± 0,4 <sup>a</sup>	2,0 ± 2,2 <sup>a,b,c</sup>
<i>Davilla elliptica</i> (Dilleniaceae)	a	5,8 ± 0,9 <sup>b</sup>	9,0 ± 8,9 <sup>b,c,e</sup>	2,1 ± 2,3 <sup>b,c</sup>	6,9 ± 8,4 <sup>a,d</sup>
<i>Brosimum gaudichaudii</i> (Moraceae)	a	3,7 ± 0,6 <sup>c</sup>	1,4 ± 1,3 <sup>a</sup>	0,2 ± 0,4 <sup>a</sup>	1,3 ± 1,3 <sup>b</sup>
<i>Dimorphandra mollis</i> (Leguminosae)	a	1,1 ± 0,4 <sup>d</sup>	24,9 ± 12,3 <sup>d</sup>	20,2 ± 11,4 <sup>d</sup>	4,7 ± 3,8 <sup>a,e</sup>
<i>Vochysia cinnamomea</i> (Vochysiaceae)	a	0,7 ± 0,2 <sup>e,g</sup>	6,1 ± 5,4 <sup>c,e</sup>	5,8 ± 5,3 <sup>e,f,g</sup>	0,3 ± 0,5 <sup>c</sup>
<i>Caryocar brasiliense</i> (Terstroeniaceae)	p	0,5 ± 0,1 <sup>f</sup>	14,4 ± 7,7 <sup>b,f</sup>	9,8 ± 8,1 <sup>e,g,h</sup>	4,9 ± 2,9 <sup>d,e,f</sup>
<i>Pouteria ramiflora</i> (Sapotaceae)	a	0,5 ± 0,2 <sup>e,f,g</sup>	11,7 ± 11,1 <sup>b,c,e,g</sup>	4,9 ± 6,2 <sup>b,c,e,f</sup>	6,8 ± 8,2 <sup>a,b,c,d,e</sup>
<i>Palicourea rigida</i> (Rubiaceae)	a	0,4 ± 0,2 <sup>f,g,h</sup>	10,4 ± 6,6 <sup>e,f,h</sup>	4,2 ± 3,2 <sup>b,e,f</sup>	6,2 ± 6,3 <sup>d,e,g,k</sup>
<i>Tabebuia ochracea</i> (Bignoniaceae)	p	0,3 ± 0,1 <sup>i</sup>	19,7 ± 22,7 <sup>b,h</sup>	11,8 ± 19,2 <sup>e,g,h</sup>	7,6 ± 6,7 <sup>d,e,h</sup>
<i>Styrax ferrugineus</i> (Styracaceae)	a	0,3 ± 0,1 <sup>h,i</sup>	10,8 ± 10,6 <sup>b,c,e,i</sup>	2,6 ± 2,7 <sup>b,c,f</sup>	8,2 ± 1,0 <sup>d,e,i,j</sup>
<i>Erytroxylum suberosum</i> (Linaceae)	a	0,1 ± 0,02 <sup>j</sup>	9,5 ± 6,2 <sup>b,c,e</sup>	4,9 ± 5,6 <sup>b,c,e,f</sup>	4,7 ± 2,2 <sup>d,e,i</sup>
<i>Byrsonima crassa</i> (Malpighiaceae)	a	0,1 ± 0,1 <sup>j,k</sup>	5,5 ± 4,8 <sup>a,c</sup>	2,0 ± 2,5 <sup>c</sup>	3,5 ± 3,7 <sup>a,b,f,g,h,i,k</sup>
<i>Qualea multiflora</i> (Vochysiaceae)	p	0,1 ± 0,04 <sup>k</sup>	6,9 ± 4,5 <sup>c,e</sup>	4,3 ± 5,1 <sup>b,c,e,f</sup>	2,2 ± 1,7 <sup>a,b,g,j</sup>
<i>Lafoensia pacari</i> (Lythraceae)	p	0,05 ± 0,05 <sup>l</sup>	18,8 ± 20,5 <sup>b,h</sup>	14,8 ± 19,5 <sup>d,g</sup>	4,0 ± 8,0 <sup>a,b,c,g,i</sup>
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mimosaceae)	p	0,05 ± 0,08 <sup>l</sup>	25,2 ± 21,7 <sup>d,f,g,h,i</sup>	22,1 ± 22,3 <sup>d,h</sup>	3,0 ± 1,9 <sup>a,f,g,h,i</sup>

Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem entre si no teste U de Mann-Whitney ( $p > 0,05$ ). A coluna NEFs (nectários extraflorais) indica a presença (p) ou ausência (a) dessas glândulas na espécie.

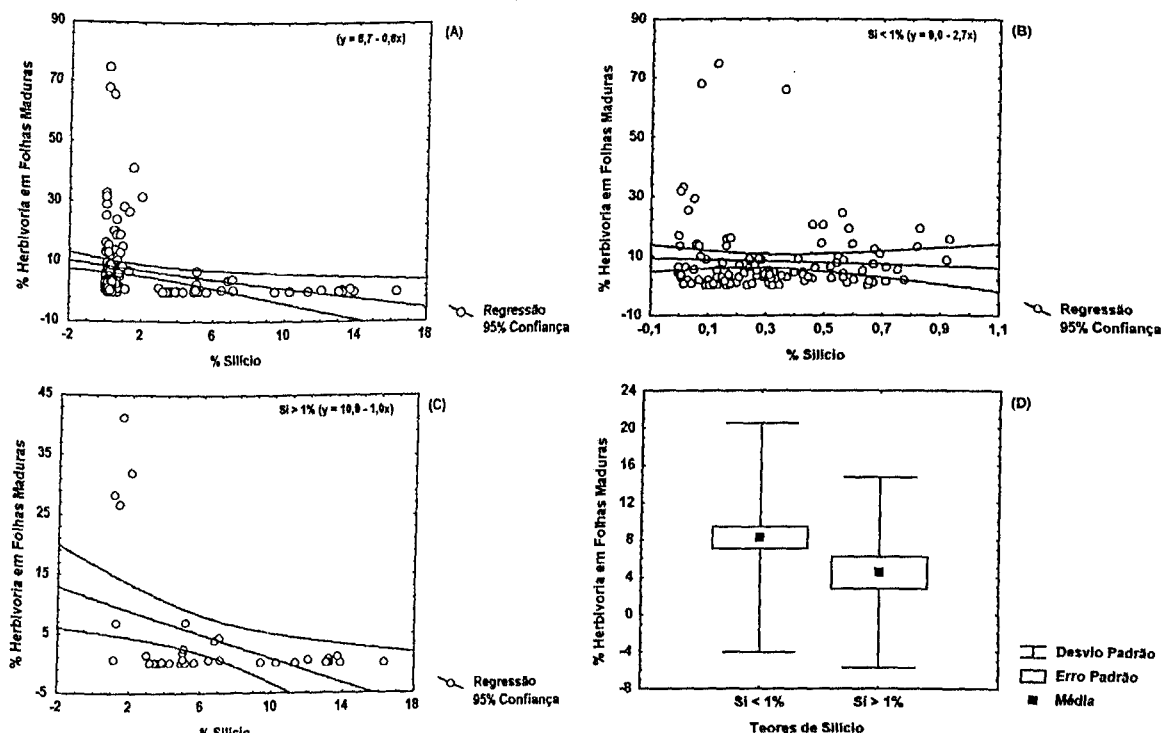


FIGURA 3 – Correlação de Siperman entre a concentração de silício e as taxas de herbivoria em folhas maduras. Em (A) todas as 150 plantas analisadas. Em (B) plantas com teores de silício inferior a 1%. Em (C) plantas com teores de silício superior a 1%. Em (D) diferença significativa na herbivoria de folhas maduras para plantas com teores de silício superior e inferior a 1%, teste “U” de Mann-Whitney.

### Atividade dos Nectários Extraflorais

A avaliação do período de atividade dos nectários extraflorais (NEFs) das cinco espécies vegetais estudadas, as quais possuem tais glândulas, revelou que estas possuem, ao menos, um período de três meses de atividades ininterruptas em seus NEFs (TABELA 3).

TABELA 3 – Período de atividade dos nectários extraflorais de cinco espécies estudadas no Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG.

ESPÉCIES VEGETAIS	2000										2001						
	A	M	J	J	A*	S*	O*	N*	D	J	F	M	A	M	J	J	A*
<i>Caryocar brasiliensis</i>			X		X	X	X				X	X					
<i>Lafoensia pacari</i>		X	X	X	X	X	X						X	X	X	X	
<i>Qualea multiflora</i>					X	X	X	X		X							
<i>Stryphnodendron adstringens</i>					X	X	X	X									
<i>Tabebuia ochracea</i>					X	X	X			X							

\* Período de Chuvas e Surgimento de Folhas Jovens

### Visitantes em plantas com NEFs

Nas plantas que tinham seus NEFs ativos observou-se um maior número de insetos herbívoros ( $n = 515$ ;  $3,4 \pm 21,7$ ) e formigas ( $n = 893$ ;  $5,8 \pm 17,8$ ) do que em plantas, cujos NEFs, estavam inativos ou esclerosados com ( $n = 176$ ;  $1,8 \pm 7,6$ ) e ( $n = 626$ ;  $6,5 \pm 10,9$ ) para herbívoros e formigas respectivamente. Houve diferença significativa quanto ao número de formigas que patrulhavam as plantas com NEFs ativos (mais indivíduos) e inativos ( $U = 5102,5$ ,  $Z = -4,160$ ,  $p < 0,05$ ) (FIGURA 4).

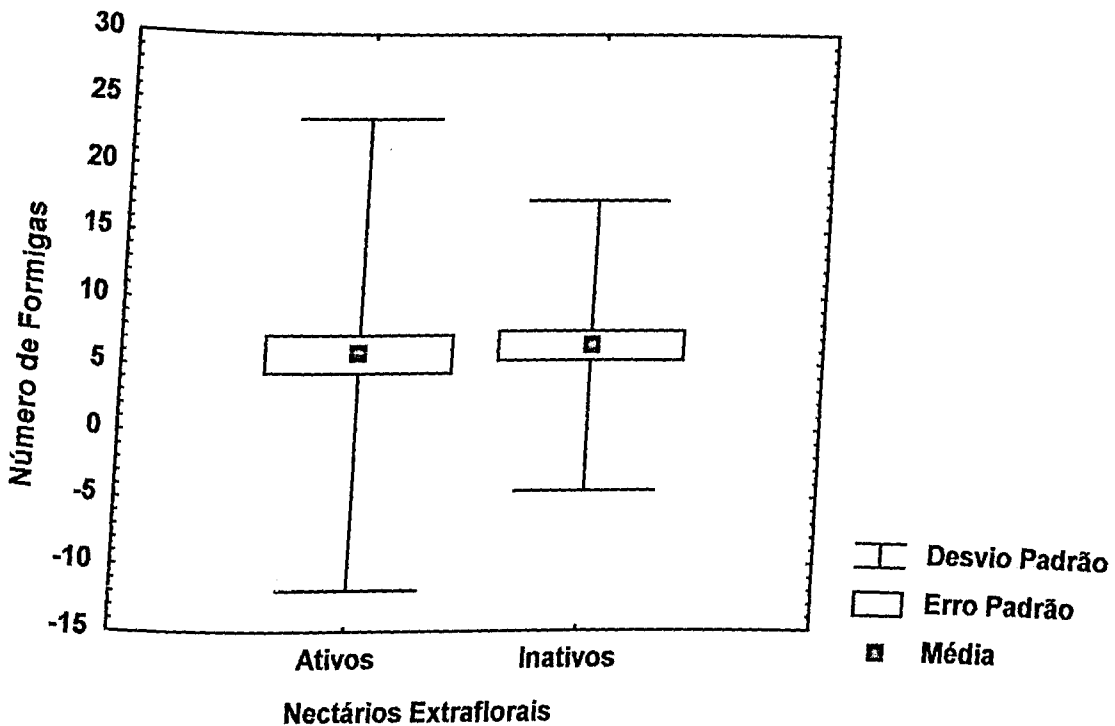


FIGURA 4 – Diferença significativa quanto ao número de formigas em plantas com nectários extraflorais ativos e inativos. Teste “U” de Mann-Whitney.

### Herbivoria e Silício em Plantas com e sem NEFs

Espécies vegetais que possuem nectários extraflorais apresentaram menor teor de silício ( $0,2\% \pm 0,2$ ), maior herbivoria em folhas maduras e menor em folhas jovens, quando comparadas com espécies desprovidas de tais glândulas que, apresentaram maior teor de silício ( $2,5\% \pm 3,9$ ), baixa taxa de herbivoria em folhas maduras e alta taxa em folhas jovens (FIGURA 5). Foi observada diferença significativa quanto a herbivoria em folhas maduras ( $U = 1302,0$ ,  $Z = 4,776$ ,  $p < 0,05$ ) (FIGURA 6A) e quanto a concentração de silício ( $U = 847,5$ ,  $Z = -6,588$ ,  $p < 0,05$ ) (FIGURA 6B) nas plantas com e sem nectários extraflorais.

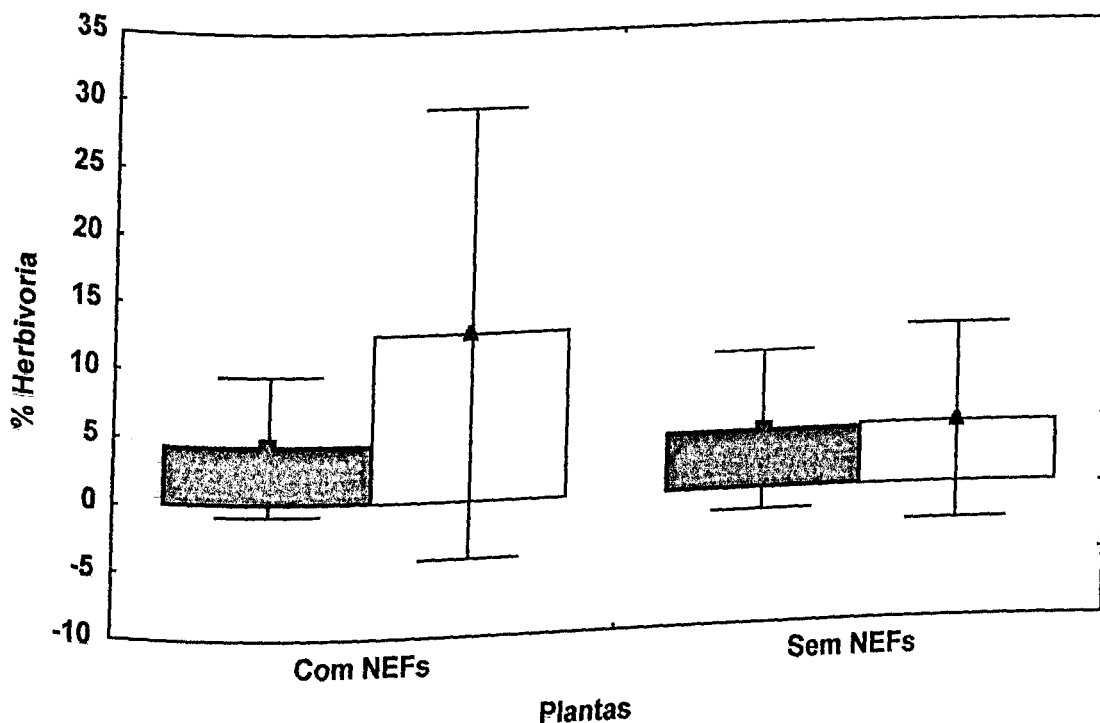


FIGURA 5 – Percentagem de herbivoria em plantas com e sem nectários extraflorais. Coluna cheia representa a herbivoria em folhas jovens e coluna vazia a herbivoria em folhas maduras.

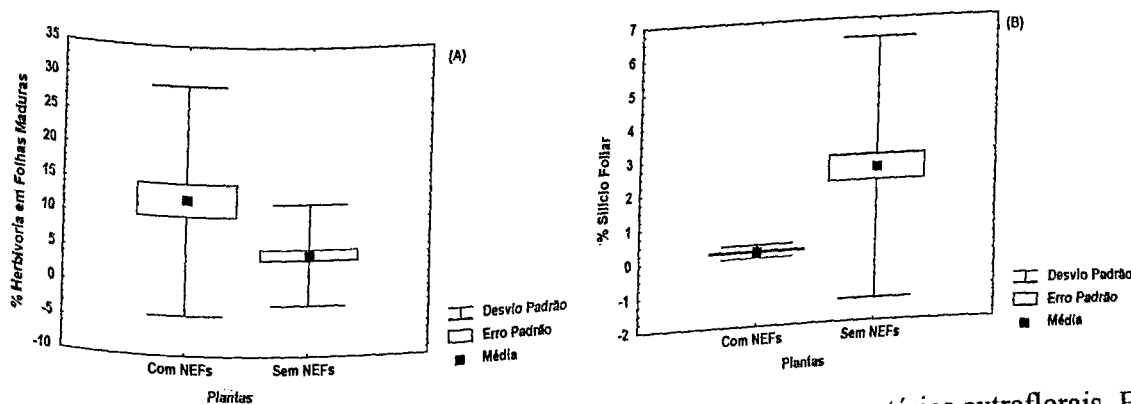


FIGURA 6 – Teste “U” de Mann-Whitney para plantas com e sem nectários extraflorais. Em (A) herbivoria em folhas maduras. Em (B) concentração de silício nas folhas.

Foi observada correlação negativa significativa quanto à concentração de silício e quanto a taxa de herbivoria em folhas maduras nas plantas sem e com nectários extraflorais. A diminuição da herbivoria em folhas maduras pela deposição de silício é melhor explicada em indivíduos desprovidos destas glândulas ( $r^2 = 0,059$ ,  $r = 0,24$ ,  $F_{1,98} = 6,125$ ,  $p < 0,05$   $n = 100$ ) do que em indivíduos providos de NEFs ( $r^2 = 0,0046$ ,  $r = 0,07$ ,  $F_{1,48} = 0,221$ ,  $p < 0,05$   $n = 50$ ) (FIGURAS 7A e 7B).

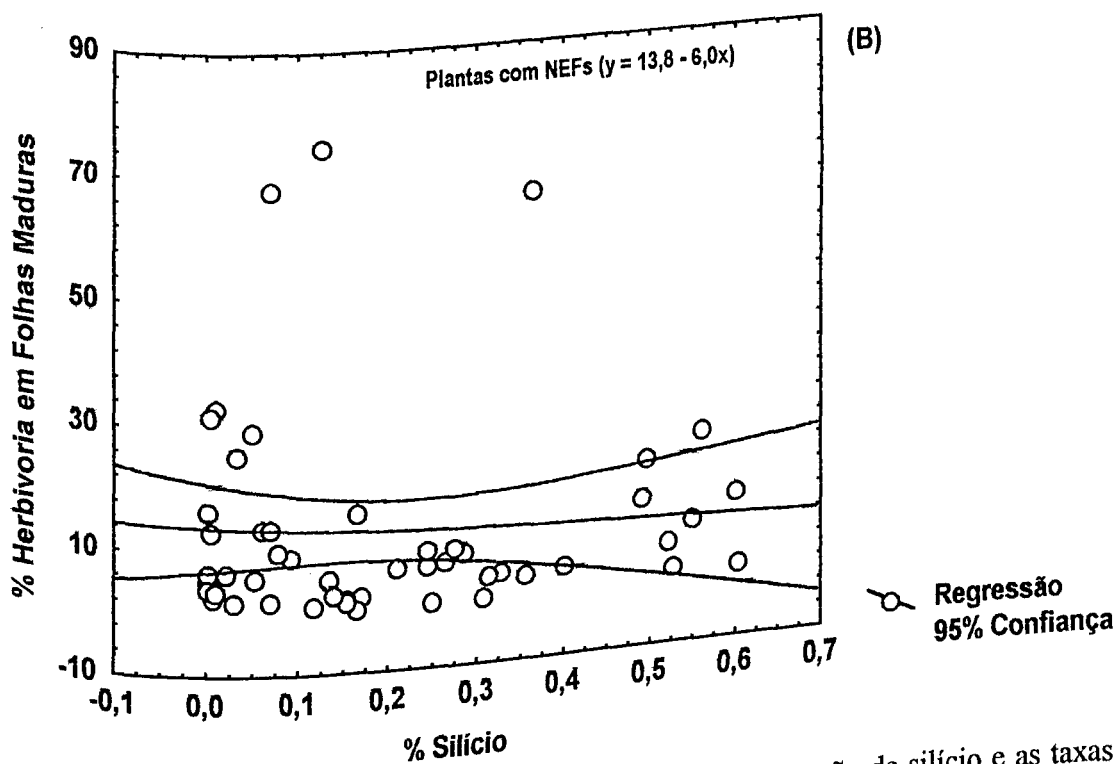
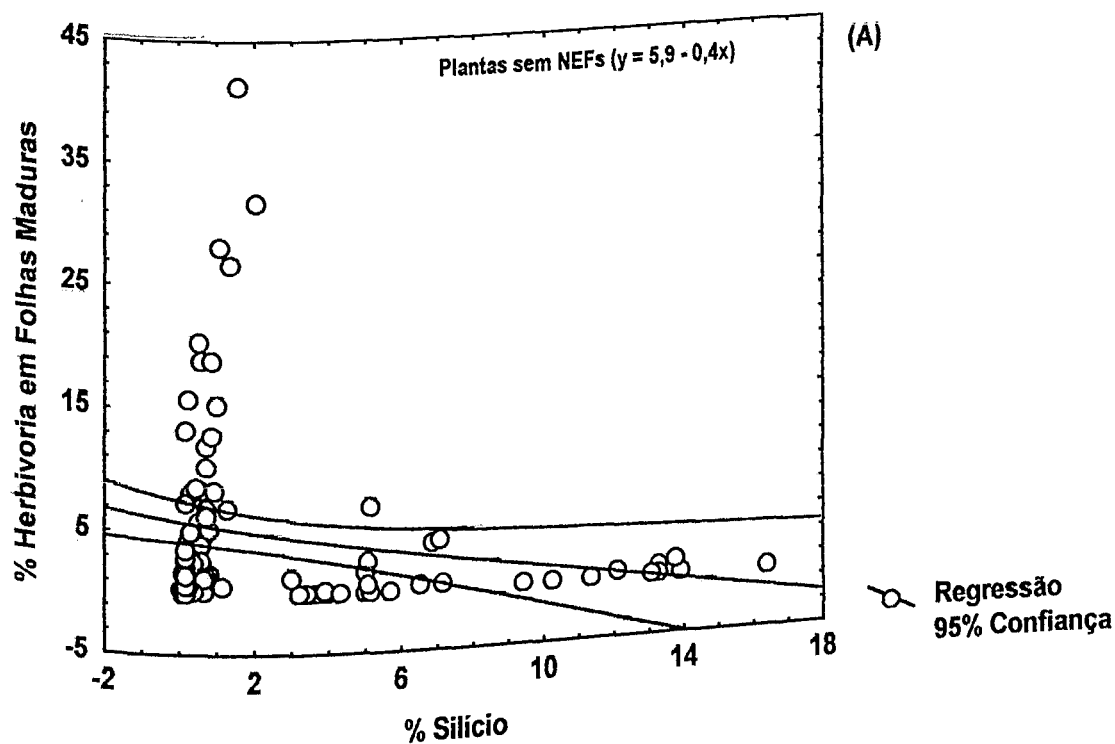


FIGURA 7 – Correlação de Spearman entre as taxas de concentração de silício e as taxas de herbivoria em folhas maduras. Em (A) plantas sem nectários extraflorais. Em (B) plantas com nectários extraflorais.

## DISCUSSÃO

Entre as diferentes formas de ataque às plantas, a herbivoria foliar é considerada uma das mais importantes uma vez que constitui um importante fator seletivo na evolução das plantas, por afetar diretamente seu desempenho fotossintético (Marquis & Braker, 1994). A maior herbivoria em folhas jovens parece ser atribuída ao fato destes tecidos serem mais tenros, mais ricos do ponto de vista nutricional, com paredes celulares menos lignificadas (Cates, 1980; Field & Mooney, 1983; Coley & Barone, 1996). Entretanto, a herbivoria observada em oito espécies desse estudo foi maior em folhas maduras. Pode-se considerar que a qualidade nutricional da planta varia no tempo e espaço (Price, 1991).

Uma explicação para a alta herbivoria em folhas maduras, poderia ser reflexo de um mecanismo de defesa temporal, como a sazonalidade na produção de novas folhas (Aide & Londoño, 1989; Nascimento et al., 1990). Aide (1991) propõe que uma alta produção sincrônica de folhas novas com o surgimento de insetos herbívoros no campo atue como um eficiente mecanismo de defesa, para saciar a fome destes herbívoros, espalhando o impacto da herbivoria sobre muitos indivíduos de forma a reduzir o dano individual de uma planta. Este mesmo autor demonstrou que plantas de *Gustavia superba* (H. B. K.) Berg (Lecythidaceae) que produziram folhas com sincronismo co-específico receberam, significativamente, menos danos do que plantas fora do sincronismo. Estas folhas apresentariam uma rápida expansão foliar diminuindo, assim, o dano causado pelos fitófagos (Aide & Londoño, 1989).

No caso das plantas com nectários extraflorais as formigas parecem como agentes efetivos na redução da herbivoria como observado em outros estudos (Janzen, 1966; Bentley, 1977; Koptur et al., 1998; Blüthgen et al., 2000) e mesmo no cerrado (Del-Claro et al., 1996; Oliveira et al., 1987; Del-Claro & Oliveira, 1999), pois a herbivoria em folhas jovens foi menor do que em todos os outros grupos analisados. Para plantas acumuladoras de silício a proteção física atribuída a este elemento, associado aos constituintes da parede celular (Datnoff et al., 2001), parece ter sido o mecanismo mais eficiente na proteção contra ataque de herbívoros, como observado nesse estudo para plantas com teores superiores a 1% (*Licania humilis*, *Davilla elliptica*, *Brosimum gaudichaudii* e *Dimorphandra mollis*), quando comparadas com plantas com teores inferiores a 1% que tiveram taxas maiores de herbivoria em folhas maduras e jovens.

Como observado neste estudo, na fase inicial do crescimento foliar a presença de NEFs é um forte componente defensivo, visto que, o Si provavelmente ainda esteja sendo absorvido

acumulado. Ao término da expansão foliar, com os NEFs estando esclerotizados e inativos, o acúmulo final de Si atua como barreira física contra a ação dos herbívoros. Contudo, plantas portadoras de NEFs apresentam baixos teores deste elemento, podendo ser classificadas como não-acumuladoras de silício. Provavelmente, por esse motivo, plantas acumuladoras de Si tiveram maior herbivoria em folha jovem do que em folhas maduras. Estudos realizados por Epstein (1994) e Marschener (1995) afirmam que o silício depositado nas células da camada epidérmica pode atuar como uma barreira física e efetiva contra insetos e outros agentes. Assim, o comportamento e as respostas dos insetos herbívoros podem ser afetados devido a altas concentrações de silício nas plantas.

Espécies arbóreas de cerrado diferem na capacidade de absorver silício, como revelaram os resultados obtidos. Durante o crescimento, as plantas, podem apresentar diferentes estágios na nutrição mineral, tendo em conta o balanço entre os suprimentos interno e externo de nutrientes e sua demanda destes por parte da planta.

No entanto, outros fatores podem justificar a maior herbivoria em folhas maduras. No caso das plantas com NEFs, a redução ou inatividade dessas glândulas em folhas maduras e velhas, as torna desinteressantes para as formigas, deixando-as livres para a ação dos herbívoros. Mas tanto plantas com quanto sem NEFs, o acúmulo da herbivoria ao longo do tempo e o aumento no tamanho da lesão com o crescimento foliar podem, também, explicar a maior herbivoria.

Parece haver uma clara escolha entre as plantas de cerrado: ou apostar em defesas físicas, químicas e estruturais, como a presença de silício enrijecendo suas folhas e as tornando esclerotizadas em um tempo relativamente curto de sua expansão foliar; ou por outro lado, apostar em defesas bióticas e desenvolvimentais. Talvez um grande salto adaptativo fosse, ter a presença de NEFs ativos nas folhas jovens e depositar silício nas folhas conforme essas envelheçam. Haveria então uma somatória de vantagens. Contudo, esse caso não ocorreu em nenhuma das espécies desse estudo. Talvez os custos da opção por uma defesa, inviabilizem um novo investimento em outro tipo de defesa. A seleção de diferentes mecanismos de defesa está sujeita a pressões ecológicas específicas, não se pode concluir, portanto, que uma defesa seja superior ou mais vantajosa que outra, mas apenas mais adequada a uma situação.



## CONCLUSÕES

1. O silício atua como mecanismo de defesa para as espécies vegetais do cerrado, interferindo nas taxas de herbivoria foliares.
2. O resultado obtido acerca da concentração de silício em peso de folha seca neste estudo classifica as espécies *Licania humilis*, *Davilla elliptica*, *Brosimum gaudicahudii* e *Dimorphandra mollis* como acumuladoras deste elemento.
3. Espécies acumuladoras de silício (teores superiores a 1%) são mais eficientes na proteção contra ataque de herbívoros, quando comparadas com espécies não-acumuladoras.
4. Espécies vegetais portadoras de nectários extraflorais, segundo este estudo, podem ser classificadas em não-acumuladoras de silício.
5. Em um mutualismo, associações com formigas são um excelente recurso para que plantas sejam defendidas contra a ação de herbívoros.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS\*

- AGRAWAL, A. A. Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology*, v. 80, n. 5, p. 1713-1723, 1999.
- AGRAWAL, A. A. Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions, *Current Opinion in Plant Biology*, v. 3, p. 329-335, 2000a.
- AGRAWAL, A. A. Specificity of induced resistance in wild radish: causes and consequences for two specialist and two generalist caterpillars. *OIKOS*, Copenhagen, v. 89, p. 493-500, 2000b.
- AGRAWAL, A. A., FORDYCE, J. A. Induced indirect defence in a lycaenid-ant association: the regulation of a resource in a mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B.* v, 267, p, 1857-1861, 2000.
- AGRAWAL, A. A., KARBAN, R., COLFER, R. G. How leaf domatia and induced plant resistance affect herbivores, natural enemies and plant performance. *OIKOS*, Copenhagen, v. 89, p. 70-80, 2000.
- AGRAWAL, A. A., KLEIN, C. N. What omnivores eat: direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. *Journal of Animal Ecology*, v. 69, p. 525-535, 2000.
- AIDE, T. M. Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*. *Oecologia*, v. 88, p. 511-514, 1991.
- AIDE, T. M., LONDOÑO, E. C. The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore. *OIKOS*, Copenhagen, v. 55, p. 6-70, 1989.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
BIBLIOTECA

\* Normas da ABNT, NBR - 6023 (agosto/1989); Excerpts ISSO 690-2.

- APPOLINARIO, V., SCHIAVINI, I. Levantamento fitossociológico de espécies arbóreas de cerrado (*stricto sensu*) em Uberlândia – Minas Gerais. *B. Herb. Ezechias Paulo Heringer*, Brasília, v. 10, p. 57-75, 2002.
- BEGON, M., HARPER, J. L., TOWNSEND, C. R. *Ecology*, 3 ed. Backwell Science Ltd. 1996.
- BENSON, W. W. 1985. Amazon ant-plants. In: PRANCE, G. T., LOVEJOY, T. E. (eds.), *Amazonia*. Pergamon Press, Oxford, p. 239-266.
- BENTLEY, B. L. Extrafloral nectarines and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*. v. 8, p. 407-427, 1977.
- BENTLEY, B. L. Plants bearing extrafloral nectarines and associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*, v. 57, p. 815-820, 1976.
- BERNAYS, E., DRIVER, G. C., BILGENER, M. Herbivores and plant tannis. *Advances in Ecological Research*, v. 19, p. 263-302, 1989.
- BERTHELSEN, S., NOBLE, A., KINGSTON, G., HURNEY, A., RUDD, A. Effect of Ca-silicate amendments on soil chemical properties under a sugarcane cropping system. In *SECOND SILICON IN AGRICULTURE CONFERENCE*, 2002, Tsuruoka, Yamagata, Japan, Tsuruoka: Silicon in Agriculture Organizing Committee and Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition, 2002. p. 57.
- BLÜTHGEN, N., VERHAAGH, M., GOITÍA, W., JAFFÉ, K., MORAWETZ, W., BARTHLOTT, W. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectarines and homopteran honeydew. *Oecologia*, v. 125, p. 229-240, 2000.

- OLLICH, P. K., MATICHENKOV, V. V. Silicon status of selected Louisiana rice and sugarcane soils. In SECOND SILICON IN AGRICULTURE CONFERENCE, 2002, Tsuruoka, Yamagata, Japan, Tsuruoka: Silicon in Agriculture Organizing Committee and Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition, 2002. p. 50-53.
- IRONSTEIN, J. L. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol. Evol.*, v. 9, p 214-217, 1994.
- BROSTEIN, J. L. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica*, v. 30, p. 150-161, 1998
- CABRAL, Vivette Appolinário Rodrigues. *Levantamento fitossociológico das espécies arbóreas de cerrado (sentido restrito) do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia – MG*. Uberlândia: Universidade Federal de Uberlândia, 1995. 54p. (Monografia, Bacharel em Ciências Biológicas).
- CARVALHO, Sérgio Pereira. *Efeito do silício na indução de resistência do sorgo ao pulgão-verde Schizaphis graminum (Rondani, 1852) (Homóptera: Aphididae)*. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 1998. 43p. (dissertação, Mestrado em Agronomia, área de concentração Entomologia).
- CATES, R. G. Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. *Oecologia*, Berl. v, 46, p. 22-31, 1980.
- CHÉRIF, M., MENZIES, J. G., EHRET, D. L., BOGDANOFF, C., BÉLANGER, R. R. Yield of cucumber infected with *Pythium aphanidermatum* when grow in soluble silicon. *HortScience*, v. 29, p. 896-897, 1994.
- COLEY, P. D., AIDE, M. A. Comparison of herbivory and plant defenses in Temperate and Tropical broad-leaved forests. Apud PRICE, P. W. et. Al. (eds.). *Plant-animal interactions; evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons, New York, p. 163-175, 1991.

- OLEY, P. D., BARONE, J. A. Herbivory and plant defense in tropical forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, p. 305-335, 1996.
- ATNOFF, L. E. Influence of silicon fertilization on rice diseases in Florida. *Newslett. Florida Phytopathol Soc.*, v. 3, p. 10-11, 1992.
- ATNOFF, L. E., SNYDER, G. H., KORNDÖRFER, G. H. *Silicon in agriculture*. Amsterdam: ELSEVIER, 2001. 424 p. (Studies in Plant Science, 8).
- EL CLARO, K., OLIVEIRA, P. S. Ant-homopteran interactions in a Neotropical Savanna: the honeydew-producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica*, v. 31, n. 1, p. 135-144, 1999.
- EL-CLARO, K. A importância do comportamento de formigas em interações: formigas e tripses em *Peixotoa tomentosa* (Malpighiaceae), no cerrado. *Revista de Etologia*, n. especial, p. 3-10, 1998.
- EL-CLARO, K. Plantas, herbívoros e formigas: interações tri-tróficas e a vegetação do cerrado. *R. Cent. Ci. Bioméd. Univ. Fed. Uberlândia*, Uberlândia, v. 11, n. 1, p. 43-48, dez. 1995.
- EL-CLARO, K., BERTO, V., REU, W. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology*, v. 12, p. 887-892, 1996.
- DICKE, M. Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous arthropods: a multitrophic perspective. *Biochemical Systematics and Ecology*, v. 28, p. 601-617, 2000.
- DJAMIN, A., PATHAK, M. D. Role of silica in resistance to Asiatic rice borer, *Chilo suppressalis* (Walker) in rice varieties. *J. Econ. Entomol.*, v. 60, p. 347-351, 1967.
- EDWARDS, P. J., WRATTEN, S. D. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*, São Paulo: EDP, 1981. 88 p. (Temas de biologia, 27).

- ELAWARD, S. H., GREEN Jr. V. E. Silicon and the rice plant environment: a review of recent research. *Revista ILRISO*, v.28, p. 235-253, 1979.
- ELIAS, T. S. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: BENTLEY, ELIAS (eds). *The biology of nectarines*. New York: Columbia University Press, 1983. p. 174-203.
- ELLIOTT, C. L., SNYDER, G. H. Autoclave-induced digestion for the colorimetric determination of silicon in rice straw. *J. Agric. Food. Chem.*, v. 39, p. 1118-1119, 1991.
- EPSTEIN, E. The anomaly of silicon in plant biology. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, v. 91, p. 11-17, 1994.
- FIALA, B., MASCHWITZ, U. Extrafloral nectarines in the *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malasia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophitis. *Biol. J. Linnean Soc.*, n. 44, p. 287-305, 1991.
- FIELD, C., MOONEY, H. A. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a Califônia shrub. *Oecologia*, v. 65, p. 348-355, 1983.
- GOODLAND, R. A physionomic analysis of the cerrado vegetation of Central Brazil. *J. of Ecology*, v. 59, p. 411-419, 1971.
- GOUSSAIN, M. M., MORAES, J. C., CARVALHO, J. G., NOGUEIRA, N. L., ROSSI, M. L. Efeito da aplicação de silício em plantas de milho no desenvolvimento biológico da lagarta-do-cartucho *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidóptera: Noctuidae). *Neotropical Entomology*, v. 32, n. 2, p. 305-310, april-june, 2002.
- JULLAN, P. J., CRANSTON, P. S. *The insect; An outline of entomology*. London: Chapman & Hall, 1994. 491 p.
- NZEN, D. H. Coevolution of mutualism between ants and *Acacias* in Central American. *Evolution*, v. 20, n. 3, p. 249-275, 1966.

- JONES, L. H. P., HANDRECK, K. A. Silica in soils, plants, and animals. *Advances in Agronomy*. New York, v. 19, p. 107-149, 1969
- JONES, R. E. Mechanisms for locating resources in space and time: impacts on the abundance of insect herbivores. *Austral Ecology*, v. 26, p. 518-524, 2001.
- KARBAN, R., BALDWIN, I. T. *Induced Responses to Herbivory*. Chicago and London: The University of Chicago Press. 1997, 319p.
- KOBAYASHI, T., ISHIGURO, K., NAKAJIMA, T., KIM, H. Y., OKADA, M., KOBAYASHI, K. Relationship between susceptibility of rice plants to blast disease and leaf silica content under different atmospheric CO<sub>2</sub> conditions. In SECOND SILICON IN AGRICULTURE CONFERENCE, 2002, Tsuruoka, Yamagata, Japan, Tsuruoka: Silicon in Agriculture Organizing Committee and Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition, 2002. p. 27-28.
- KOPTUR, S., RICO-GRAY, V., PALACIOS-RIOS, M. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in central Mexico. *American Journal of Botany*, v. 85, n. 5, p. 736-739, 1998.
- KORNDÖRFER, G. H., DATNOFF, L. E. *Adubação com silício: uma alternativa no controle de doenças da cana-de-açúcar e do arroz*. s. l.: s. n., 1995. p. 1-3. (Informações Agronômicas, 70).
- LAROCHE, J. L'Equisetum et la biologie de lasilice. In: BOUREAU, E. *Les sphenophytes*. Paris: Librairie Vuibert, p. 18-24, 1969.
- LIMA-FILHO, O. F., LIMA, M. T. G., TSAI, S. M. *O silício na agricultura*. n. 87, set, 1999a. p. 1-7. (Informações Agronômicas, 87).
- LIMA-FILHO, O. F., LIMA, M. T. G., TSAI, S. M. *Supressão de patógenos em solos induzida por agentes abióticos: o caso do silício*. n. 87, set, 1999b. p. 1-7. (Informações Agronômicas, 87).

- LUCAS, P. W., TURNER, I. M., DOMINY, N. J., YAMASHITA, N. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany*, v. 86, p. 913-920, 2000.
- MARQUIS, R. J., BRAKER, H. E. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. IN: McDADE, L. A., BAWA, K. S., HESPENHEIDE, H. A. et al. (eds.), *La selva: Ecology and Natural History of a neotropical Rain Forest*. Chicago: Chicago Press, p. 261-281, 1994.
- MARSCHNER, H. *Mineral nutrition of higher plants*. 2 ed. New York: Academic Press. 1995, 887 p.
- McNAUGHTON, S. T., TARRANTS, J. L., McNAUGHTON, M. M. et al. Silica as defense against herbivory and a growth promotor in African grasses. *Ecology*, v. 66, n. 2, p. 528-535, 1985.
- MOLES, A. T., WESTOBY, M. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage?. *OIKOS*, Copenhagen, v. 90, p. 517-524, 2000.
- NASCIMENTO, M. T., VILLELA, D. M., LACERDA, L. D. Foliar growth, longevity and herbivory in two "cerrado" species near Cuiabá, MT, Brazil. *Revta Brasil. Bot.*, v. 13, p. 27-32, 1990.
- OLIVEIRA, P. S., LEITÃO-FILHO, H. F. Extrafloral nectaries: their taxonomiy, distribution and abundance in wood flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*, n. 19, p. 140-148, 1987.
- OLIVEIRA, P. S., OLIVEIRA-FILHO, A. T. Distribution of extrafloral nectaries in the wood flora of tropical communities in the Western Brazil. In: PRICE, P. W., LEWINSOHN, T. M., FERNANDES, G. W. et al. (ED.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. New York: John Wiley & Sons, 1991. p. 163-175.



- VEIRA, P. S., SILVA, A. F., MARTINS, A. B. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation; ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia*, Berlin, n. 74, p. 228-230, 1987.
- VEIRA, Rosana de Cássia. *Plantas com nectários extraflorais associadas a fauna de formigas em vegetação de cerrado na região de Uberlândia – MG*. Uberlândia: Universidade Federal de Uberlândia, 1994, 30 p. (monografia, Bacharel em Ciências Biológicas).
- TERSON, S. S., SCRIBER, J., COORS, J. G. Silica, cellulose and their interactive effects on the feeding performance of the southern armyworm, *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidopeta: Noctuidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, v. 61, n. 2, p. 169-177, 1988.
- NHEIRO-FILHO, Drumond. *Estudo do silício e do alumínio no sistema solo-planta em espécies lenhosas do cerrado, no município de Araguari – MG*. Uberlândia: Universidade Federal de Uberlândia, 1999. 54p. (monografia, Engenheiro Agrônomo).
- RICE, P. W. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *OIKOS*, v. 62, p. 244-251, 1991.
- ÉU-JÚNIOR, Wilson Fernandes. *A função dos nectários extraflorais de Heteropterys campestris (HBK), uma Malpighiaceae do cerrado*. Juiz de Fora: Universidade Federal de Juiz de Fora, 1999. 61p. (dissertação, Mestrado em Ciências Biológicas, área de concentração Comportamento e Ecologia Animal).
- RODRIGUES, F. A., BENHAMOU, N., DATNOFF, L. E., BÉLANGER, R. R., JONES, J. B., KORNDÖRFER, G. H. Silicon induces a defense response to rice blast infection. In SECOND SILICON IN AGRICULTURE CONFERENCE, 2002, Tsuruoka, Yamagata, Japan, Tsuruoka: Silicon in Agriculture Organizing Committee and Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition, 2002. p. 29-30.

ROSA, R., LIMA, S. C., ASSUNÇÃO, W. L. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade & Natureza*, Uberlândia, v. 3, n. 5 e 6, p. 91-108, dez. 1991.

SISBI/UFU  
214395

RUHREN, S., HANDEL, S. N. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. *Oecologia*, v. 119, p. 227-230, 1999.

SAVANT, N. K., SNYDER, G. H. DATNOFF, L. E. Silicon management and sustainable rice production. *Advances in Agronomy*, v. 58, p. 151-199, 1997.

SCHIAVINI, I., ARAÚJO, G. M. Considerações sobre a vegetação de Reserva Ecológica do Panga (Uberlândia). *Sociedade & Natureza*, Uberlândia, n. 1, p. 61-66, 1989.

SUGIYAMA, M., AE, N. Enhancement of available silicate in a soil by potassium uptake of some crop species. In SECOND SILICON IN AGRICULTURE CONFERENCE, 2002, Tsuruoka, Yamagata, Japan, Tsuruoka: Silicon in Agriculture Organizing Committee and Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition, 2002. p. 62-64.

TAKAHASHI, E., MIYAKE, Y. Silica and plant growth. In: Proceedings of the International Seminar on Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture (SEFMIA), Tóquio, Japan, p. 603-611, 1977.

THOMPSON, J. N. Concepts of coevolution. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 4, p. 179-183, 1989.

THOMPSON, J. N. *The Coevolutionary Process*. The University of Chicago Press, Chicago, 1994.

ZEYEN, R. J. Silicon in plant cell defenses against cereal powdery mildew disease. In SECOND SILICON IN AGRICULTURE CONFERENCE, 2002, Tsuruoka, Yamagata, Japan, Tsuruoka: Silicon in Agriculture Organizing Committee and Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition, 2002. p. 15-21.