

CAPÍTULO 14

Biodiversidade e interações entre insetos herbívoros e plantas

Thomas M. Lewinsohn¹, Leonardo Ré Jorge² & Paulo Inácio Prado³

¹ **Thomas M. Lewinsohn (Lewinsohn, T.M.)** Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Campinas, SP, Brasil, CEP 13083-970.

² **Leonardo Ré Jorge (Jorge, L.R.)** Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Campinas, SP, Brasil, CEP 13083-970.

³ **Paulo Inácio Prado (Prado, P.I.)** Universidade de São Paulo (USP), Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, São Paulo, SP, Brasil, CEP 05508-900

Neste capítulo, iremos examinar as interações bióticas entre os dois mais diversificados grupos de organismos multicelulares terrestres – plantas e insetos – e a organização da biodiversidade na interface destes organismos com base em suas interações. A “interface entre plantas e insetos” (Farrell *et al.* 1992) é um dos mais ricos e importantes componentes da vida na Terra. Os processos que formaram esta interface – e sua dinâmica atual – estão entre os mais importantes desafios para a pesquisa ecológica.

Os artrópodos e, dentre eles, os insetos, são o grupo mais numeroso, ubíquo e diversificado de organismos multicelulares terrestres do planeta. O número total de espécies vivas de insetos é muito debatido. Atualmente, a maioria dos pesquisadores estima que seja da ordem de 5 a 10 milhões de espécies (Berenbaum 2009), mas há estimativas que atingem 100 milhões. Porém, as espécies descritas até hoje são pouco mais de 1 milhão (Adler e Footit 2009). Portanto, a suposição mais otimista é de que sejam conhecidas apenas 20% das espécies de insetos, mas é bem possível que este percentual não ainda chegue a 10%.

Seja qual for o número real de insetos na Terra, uma das causas de sua extraordinária diversificação está no modo de vida herbívoro (quadro 14.1). As maiores ordens de insetos – Coleoptera, Diptera, Lepidoptera e Hymenoptera, que somam mais de 813 mil espécies descritas (Adler e Footit 2009) – têm a herbivoria como modo de vida mais comum e, no caso dos Lepidoptera, quase exclusivo (Price 2002). Mitter e colaboradores (1988) mostraram que, nos insetos em que uma linhagem de herbívoros divergiu de outra linhagem com um

modo de vida distinto, os herbívoros têm um número substancialmente maior de espécies – um indício de sucesso evolutivo.

Por que, em outros animais em que a herbivoria é um modo de vida prevalente – como boa parte das aves, mamíferos ungulados e roedores, dentre outros – não encontramos o mesmo nível destacado de diversificação em relação a outros modos de vida?

Há uma diferença fundamental entre os herbívoros vertebrados e invertebrados em sua relação com as plantas (Southwood 1973; Marquis 2011, cap. 2 deste livro). Para os vertebrados, plantas individuais são apenas uma fonte de alimento, já que eles, em geral, são do mesmo tamanho ou maiores do que as plantas das quais se alimentam. Sua dieta, quase sempre, combina plantas de diferentes espécies. A preferência por alguma planta varia conforme a oferta e, geralmente, varia também ao longo do ano e entre localidades. Além disso, mesmo que plantas forneçam abrigo ou local para nidificação para alguns vertebrados, raramente há uma relação persistente e específica entre animais e plantas.

Já nos insetos, a imensa maioria dos herbívoros estabelece uma forte interação com suas hospedeiras, realizando todo o desenvolvimento larval em um único indivíduo, do qual se alimentam e no qual se abrigam (Bernays e Chapman 1994). Por isso, a planta hospedeira é um dos componentes mais importantes do ambiente a ser considerado na história de vida de um inseto fitófago, e essa importância se dá tanto por efeitos diretos como indiretos. Variações na quantidade e qualidade de nutrientes, e a presença de compostos químicos po-

Quadro 14.1

Herbívoros, fitófagos e companhia

Como devemos denominar os comedores de plantas?

O termo etimologicamente mais exato é **fitófago**, do grego *phyton* (planta) e *phagos* (comedor). Já **herbívoro**, latim *herba* (erva) e *vorus* (comedor, devorador), para alguns puristas, deveria ser restrito aos animais que se alimentam de plantas herbáceas. Na prática, não há diferença, pois os autores contemporâneos usam os dois termos como sinônimos.

Outros termos indicam determinados órgãos ou estruturas das plantas que são comidos. Sua combinação com os sufixos *fago* ou *voro* deve respeitar a origem respectivamente grega ou latina, evitando combinações mistas. Assim, um comedor de folhas pode ser chamado de **filófago** ou **folívoro**, sendo esta última a forma mais usada. Os **xilófagos**, comedores de madeira, trazem um novo problema de delimitação da herbivoria. Entendemos que os herbívoros são consumidores de plantas ou de seus tecidos vivos. Árvores, porém, têm frequentemente um envoltório de lenho morto em seus troncos. A rigor, os brocadores de lenho morto devem ser designados **saproxilófagos**, do grego *sapro* (podre). Na prática, os brocadores transitam muitas vezes entre lenho morto e vivo. Assim, se fizerem parte de indivíduos vivos, tecidos mortos são também alimento para os herbívoros, em sentido amplo.

Devemos ainda destacar que determinados tipos de herbivoria indicam um modo especializado de vida, mas não o órgão ou tecido de alimentação. Os herbívoros mais especializados incluem os **galhadores** – i.e., indutores de galhas, que podem ser formadas em todos os órgãos das plantas – e os **minadores** – que fazem galerias em parênquima, geralmente em folhas, mas também em caules herbáceos verdes.

Em estudos que analisam a organização de comunidades, muitos destes modos particulares de alimentação também são considerados **guildas**, definidas como grupos funcionais de organismos que usam os mesmos recursos de modo semelhante (Root 1973).

tencialmente tóxicos podem afetar diretamente a sobrevivência e desenvolvimento dos imaturos e, com isso, o desempenho dos adultos. A planta é também o habitat imediato dos herbívoros, influenciando as condições microclimáticas a que os indivíduos estão expostos. Além disso, características da planta podem afetar herbívoros indiretamente, atraindo ou repelindo espécies que interagem com eles. A produção de compostos voláteis e recompensas pode atrair predadores e parasitoides dos herbívoros; outras espécies de herbívoros podem utilizar a mesma planta e competir por alimento; e, finalmente, a presença de formigas ou outros mutualistas das plantas, que podem estar diferencialmente distribuídos entre as plantas hospedeiras, também são muito importantes para o desempenho dos insetos herbívoros (Strauss e Zangerl 2002).

Além de representar um recorte que contém uma fauna associada própria (análogo a outras unidades físicas do ambiente, como lagos – objetos de estudos clássicos da ecologia), os vegetais formam a base de uma **unidade trófica**. Isto significa que em uma planta hospedeira, os insetos herbívoros que dela se alimentam e também seus respectivos predadores, parasitos e parasitoides, formam um segmento particular da rede trófica de uma comunidade local. Tais segmentos foram chamados de **comunidades componentes** por Richard Root (1973), em um estudo pioneiro em que investigou a composição e organização dos artrópodes associados com a couve (*Brassica oleracea*). Ainda nos termos de Root, várias comunidades componentes associadas a diferentes espécies de plantas formam uma **comunidade composta** (*compound community*). Alguns outros estudos adotaram estes conceitos de Root, como o de Ward (1977), que investigou a fauna associada ao zimbro (*Juniperus communis*), um cipreste nativo ameaçado de extinção, no sul da Inglaterra.

A maioria dos estudos dos insetos associados com plantas hospedeiras seguiu uma outra via bastante distinta iniciada por Southwood (1960, 1961), que comparou os insetos associados a diferentes espécies de árvores, a partir de listas ou catálogos de insetos para um país. Estes trabalhos visavam identificar razões para as diferenças

FAUNA ASSOCIADA A PLANTAS HOSPEDEIRAS

Plantas individuais são uma unidade conveniente de ambiente para investigar a ocorrência e diversidade de animais invertebrados, especialmente insetos. Na história natural antiga já constavam listas de insetos encontrados em determinadas plantas.

entre as faunas associadas a cada planta em uma região. Assim, a antiguidade das árvores, nativas ou introduzidas, foi apontada como a variável que melhor explicava porque algumas espécies da Grã-Bretanha tinham mais insetos associados do que outras (Southwood 1961). A esses estudos seguiram-se muitos outros, especialmente na década de 1970, que visaram averiguar outros fatores determinantes para a diversidade das faunas associadas a diferentes plantas, nativas, introduzidas ou cultivadas (Strong *et al.* 1984; Lewinsohn *et al.* 2005).

Os estudos baseados na literatura, apesar da vantagem de aproveitarem dados previamente obtidos, foram limitados principalmente porque estes, quase sempre, eram compilações heterogêneas de grandes regiões, países ou continentes (quadro 14.2). Essa escala dos estudos permitia, no entanto, que algumas hipóteses de grande escala, biogeográfica e temporal, pudessem ser examinadas. Por exemplo, Strong e colaboradores (1977) verificaram que o número de insetos listados como pragas em diferentes países aumentava diretamente com a extensão dos plantios de cana em cada país (figura 14.1). No entanto, qualquer hipótese sobre a coocorrência e organização de espécies herbívoras em comunidades locais não poderia ser investigada desta forma. Para essas questões, era necessário sair a campo e obter resultados próprios, usando métodos apropriados, em pesquisas planejadas para respondê-las (quadro 14.3).

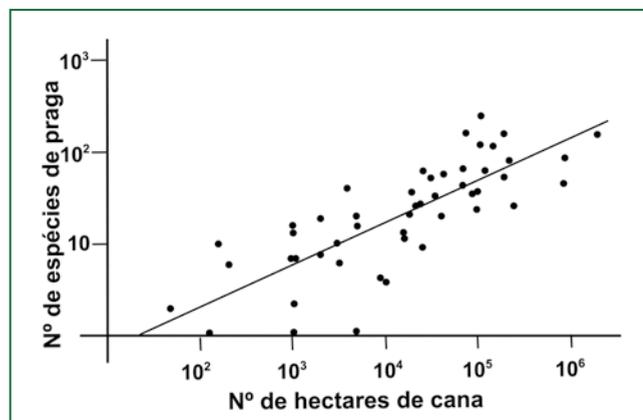


Figura 14.1

Relação espécie/área para as pragas da cana-de-açúcar. Cada ponto representa um país diferente, com sua respectiva área de cultivo e o número de espécies de pragas relacionadas. Dados para 51 países nos cinco continentes. Note que ambas as escalas são logarítmicas (adaptado de Strong *et al.* 1977).

COMO A DIVERSIDADE DE PLANTAS ESTÁ RELACIONADA COM A DE HERBÍVOROS?

Como em outros estudos de ecologia de comunidades, há duas abordagens para se compreender a relação entre a diversidade de herbívoros e plantas. Uma possibilidade é observar a variação da diversidade desses dois componentes da comunidade – plantas e seus herbívoros – em busca de correlações ou outros padrões gerais.

Quadro 14.2

Fontes de dados publicados

Análises de diversidade de faunas associadas a plantas hospedeiras muitas vezes utilizam dados disponíveis na literatura, que geralmente provêm de dois tipos de fontes:

1. Monografias de determinados táxons de herbívoros que listam suas plantas hospedeiras (por exemplo, o catálogo dos dípteros agromizídeos da Grã-Bretanha, empregado em diversos trabalhos como o de Lawton e Price 1979). Muitas vezes, as plantas hospedeiras são identificadas só até família ou gênero ou por nome comum.
2. Catálogos de insetos que atacam plantas de importância econômica, cultivadas ou espécies invasoras. Neste caso, a planta hospedeira é bem conhecida (porém, raramente se inclui informação sobre outras plantas, sem interesse econômico, usadas por um inseto praga) e os insetos são bem identificados.

Em ambos os tipos de fonte, raramente há informação detalhada por localidade, de modo que estes dados não apresentam **comunidades locais**, e sim **faunas associadas regionais ou continentais**.

Há algumas exceções como, por exemplo, um levantamento dos insetos associados com as Brassicaceae (família da couve), nativas e plantadas em jardins experimentais na Polônia, que permitiu a análise comparativa da diversidade local dos herbívoros que as atacam, além da diversidade regional para cada planta (Frenzel e Brandl 2003).

Em regiões tropicais, há poucos catálogos de insetos associados a plantas de interesse econômico, sejam elas cultivadas ou invasoras, cujos dados sejam suficientemente completos e bem identificados a ponto de permitir análises como as feitas em países europeus.

Quadro 14.3

Amostragem e inventários de herbívoros associados a planta

Muitos estudos de insetos associados a plantas foram realizados usando métodos de amostragem rápida da folhagem. Em vegetação mais aberta e baixa, o método mais simples é a utilização de redes entomológicas de varredura ou arrasto (*sweep nets*). Em copas de árvores, um método favorito é a fumigação com inseticidas de baixa toxicidade (*fogging*), recolhendo os insetos que caem em lençóis ou cones acima do solo. Outros métodos incluem batidas na vegetação com bastões, armadilhas luminosas ou de interceptação de voo etc. (Leather 2005).

Há vários problemas associados com cada um destes métodos:

1. A capturabilidade difere entre grupos taxonômicos e mesmo espécies, conforme, por exemplo, sua atração à luz, ou facilidade de se deslocar mecanicamente.
2. A padronização das amostras muitas vezes é difícil, limitando a comparação entre elas, e mais ainda entre estudos com métodos distintos.
3. Entretanto, o maior problema é identificar os insetos efetivamente associados com cada planta hospedeira. Nas amostras massivas, como as de varredura de folhagem, isto é impossível. Mesmo em amostras focadas em plantas individuais, como as amostras por fumigação de árvores, não se sabe *a priori* quais dos insetos se alimentam da planta fumigada, e quais são “turistas”, cuja presença sobre a planta é fortuita. Esta dificuldade se agrava com as espécies raras, que prevalecem em estudos tropicais: como saber se uma espécie representada por apenas um ou dois indivíduos é um turista acidental, ou se é um herbívoro genuíno, porém raro, daquela planta?

Estes problemas não existem em estudos de herbívoros em suas formas imaturas, quando estes são criados em laboratório em suas plantas hospedeiras. Neste caso, cada associação inseto-planta é estabelecida com segurança. Isto vale tanto para estudos de insetos exófagos, que se mantêm no exterior das plantas de alimentação, como ninfas de hemípteros, ou lagartas de lepidópteros mastigadoras de folhas (Diniz e Morais 1997), quanto para os insetos endófagos, cujas larvas se alojam e se alimentam internamente nas plantas.

Quando o próprio inseto, ou seu rastro, são externamente visíveis, os estudos mais minuciosos são feitos examinando-se sistematicamente os órgãos de plantas de interesse e levando-se insetos imaturos, folhas minadas, ou órgãos com galhas, para o laboratório (Diniz *et al.* 2001; Novotny *et al.* 2004). Se necessário, são feitas provas de alimentação em laboratório para confirmar a associação trófica (Ødegaard *et al.* 2005). Quando os insetos não são visíveis externamente nem localizáveis por meio de seu dano à planta, os levantamentos são feitos coletando-se os órgãos de interesse (como frutos ou inflorescências; Lewinsohn 1991), que são mantidos para criação dos insetos ou dissecados em laboratório.

Outra alternativa é investigar os processos ecológicos que dão origem a tais padrões. Essas duas abordagens são claramente complementares, e constituem pontos de partida metodológicos diferentes, mas com um objetivo semelhante: explicar como se organizam as interações entre herbívoros e suas plantas hospedeiras. A seguir, vamos detalhar uma forma de estudar esses padrões de diversidade e, em seguida, discutiremos alguns processos locais que podem gerar esses padrões.

Um modo abrangente para elucidar padrões de diversidade de herbívoros é a partição dessa diversidade entre componentes estruturais das associações entre herbívoros e plantas (Lewinsohn e Roslin 2008). Para isso, definimos quatro componentes principais dessa interação, que contribuem para a diversidade de herbívoros com

referência às plantas hospedeiras, seja de uma localidade ou de uma região mais extensa:

- **Componente A:** número de espécies de plantas.
- **Componente B:** número de espécies de herbívoros por planta.
- **Componente C:** grau de especialização trófica dos insetos.
- **Componente D:** maior diversidade beta dos herbívoros (figura 14.2).

Cada um desses componentes, sozinho ou em combinação com outros, pode explicar diferenças entre a diversidade total de herbívoros existentes em localidades ou regiões distintas (Thompson 2011, cap. 16 deste livro).

O componente mais evidente e, certamente, o mais esperado é o **componente A** – a relação linear direta entre diversidade de plantas hospedeiras e de herbívoros (figura 14.2a). Se o padrão de associação entre plantas e herbívoros se mantiver constante entre as regiões estudadas, haverá um aumento linear da riqueza de herbívoros, conforme aumenta a riqueza de plantas. Neste sentido, espera-se que uma diferença regional em diversidade de plantas provoque, por si só, uma maior diversidade de herbívoros, ainda que não haja qualquer diferença estrutural ou funcional entre as comunidades consideradas. De fato, uma análise de 80 comparações publicadas sobre a riqueza de plantas e de herbívoros entre diferentes localidades, regiões ou continentes (Lewinsohn e Roslin 2008) mostrou, na maioria dos casos, a relação positiva esperada entre a diversidade de plantas e a de herbívoros. Entretanto, esse fator não explica sozinho a diversidade de herbívoros encontrada em cada caso, pois os outros componentes devem também contribuir para isto. Podemos então avançar um passo e tomar a relação entre a diversidade de herbívoros e a diversidade de plantas como **hipótese nula** (ou ponto de partida) para os outros componentes ou processos que influenciam a diversidade de herbívoros, ou seja, os demais componentes da diversidade de herbívoros podem ser estudados como desvios da relação linear entre a riqueza de plantas e a riqueza de herbívoros.

O segundo componente para a diversidade total de herbívoros é o número de espécies de insetos associados a cada espécie de planta hospedeira (**componente B**, figura 14.2b). Esse componente é uma medida do tamanho da comunidade fitófaga associada a cada planta. Isto pode variar conforme a variedade de recursos e nichos disponível em cada planta, ou então de acordo com a diferenciação de nicho entre os herbívoros que compartilham a planta. Esses mecanismos serão retomados na próxima seção, mas aqui é importante destacar que diferenças no número de espécies de herbívoros por planta se refletem na diversidade total de herbívoros.

O terceiro componente a ser considerado representa o grau de sobreposição das espécies de herbívoros encontrados em diferentes espécies hospedeiras

(**componente C**, figura 14.2c); ou seja, o grau de especialização alimentar de cada herbívoro. Do mesmo modo que o número de espécies de herbívoros por planta (componente B), a especialização também deriva do grau em que nichos alimentares são divididos entre as espécies de herbívoros. No entanto, o componente B aumenta a diversidade total ao aumentar o número de herbívoros associados a cada espécie de planta. Já o componente C aumenta a diversidade total por meio da maior diferenciação das espécies associadas às diferentes plantas hospedeiras.

O último componente é a **diversidade beta** dos herbívoros (**componente D**, figura 14.2d). Este componente corresponde à variação na composição de espécies entre localidades e está relacionado, principalmente, ao tamanho da área de distribuição de cada espécie de herbívoro: quanto menor a distribuição geográfica de cada espécie, maior a diferenciação das comunidades locais e, portanto, maior a contribuição do componente D para a diversidade total de herbívoros da região.

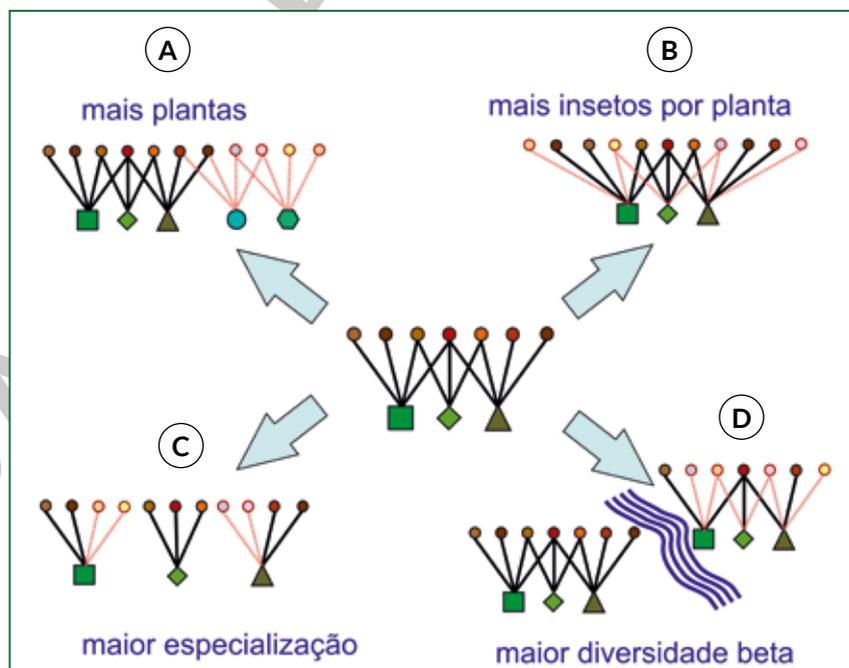


Figura 14.2

Os quatro principais componentes da diversidade de insetos herbívoros. Na figura, as plantas são representadas pelas figuras geométricas inferiores, os insetos, pelos círculos superiores, e o uso de determinada espécie de planta por uma espécie de inseto é representado pela linha entre ambos. A figura central é uma comunidade de referência. Em cada componente, representa-se o modo de aumento no número de espécies por meio desse componente. Cada símbolo representa uma espécie diferente. Novas espécies são circuladas em vermelho, e novas interações são simbolizadas por linhas vermelhas. Os componentes considerados são: (A) Maior riqueza de espécies de plantas; (B) mais espécies de herbívoros por cada espécie de planta; (C) maior especialização em hospedeiras, equivalente a menor similaridade (ou menor sobreposição) dos herbívoros entre hospedeiras; (D) menor sobreposição de espécies de herbívoros nos mesmos hospedeiros ocorrendo em locais diferentes.

PROCESSOS LOCAIS

ARQUITETURA DAS PLANTAS E CICLOS DE VIDA

A diversidade de herbívoros associada a uma população local de uma planta hospedeira depende de muitos fatores. Uma influência marcante é a estrutura ou arquitetura das plantas. Quanto mais complexa for a estrutura de uma planta, mais oportunidades para insetos com diferentes modos de vida explorarem essa espécie. Por exemplo, é evidente que uma planta lenhosa, além de poder abrigar espécies que se alimentam de folhas, flores ou frutos, oferece oportunidade para espécies brocadoras de caules e ramos lenhosos, que não existem em plantas herbáceas.

O ciclo de vida das plantas e de suas estruturas é outro condicionante importante para as comunidades de herbívoros. Larvas cujo desenvolvimento se estende por vários anos, como várias espécies de cigarras (Gullan e Cranston 2010), somente podem se alimentar em plantas de ciclo igualmente longo. A duração dos órgãos das plantas é igualmente importante. Mesmo em uma planta perene, a vida das folhas individuais pode variar bastante (Fonseca 1994), o que condiciona o tempo de desenvolvimento de larvas em minas ou galhas. Outros órgãos ou estruturas são efêmeros, como meristemas apicais, flores, sementes ou frutos. Cada um deles pode limitar os herbívoros de duas maneiras distintas, porém ambas importantes: primeiro, o período anual em que os órgãos são produzidos e estão presentes; segundo, o tempo de duração de uma estrutura individual, o que é especialmente crítico para aqueles herbívoros que não se deslocam livremente sobre a planta ou de uma planta a outra. Finalmente, é importante notar que o período em que a planta oferece condições favoráveis para a oviposição ou a alimentação de insetos recém-eclodidos pode ser muito curto, representando uma **janela de oportunidade** bastante estreita e crítica (Bernays e Chapman 1994).

A forma de crescimento das plantas, portanto, impõe possibilidades e restrições a certos modos de vida dos herbívoros. Sem dúvida, esta é uma das razões para que as comunidades associadas a espécies de árvores sejam mais diversificadas do que aquelas associadas a arbustos e a plantas herbáceas, uma tendência já verificada nas primeiras explorações de dados publicados (Lawton e Schroeder 1977).

Essa relação tem consequências mais amplas. A diversidade de plantas lenhosas, especialmente árvores, é notavelmente mais alta em florestas e savanas tropicais do que nas temperadas. Isso significa que os biomas tropicais

oferecem muito mais oportunidades para diversificação de insetos herbívoros, combinando os componentes A e B da seção anterior. Por outro lado, a diversidade de plantas herbáceas não diverge tanto entre regiões tropicais e temperadas. A comparação de comunidades em plantas herbáceas de diferentes latitudes seria útil para distinguir o efeito da arquitetura das plantas de outras causas, ecológicas ou históricas, da diversificação de comunidades locais. No entanto, o estudo dessas interações em ambientes tropicais tem se voltado fortemente para árvores, ao contrário da pesquisa em regiões mais temperadas que, em boa parte, se concentraram em plantas herbáceas (Lewinsohn *et al.* 2005; Lewinsohn e Roslin 2008).

COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA E A SATURAÇÃO DE COMUNIDADES LOCAIS

A competição entre espécies é uma das principais explicações oferecidas para a formação de comunidades locais. A teoria de comunidades que foi formalizada teoricamente entre 1955 e 1975, postulava um limite para a semelhança funcional – ou seja, para a sobreposição de nichos – de espécies em comunidades locais (Klopfer e MacArthur 1961). Cada espécie teria que diferir, acima de um limiar mínimo, das demais espécies com que coexistisse em uma comunidade, para que nenhuma fosse excluída competitivamente. Em consequência disto, uma das explicações teóricas possíveis para a excepcional diversidade de espécies em comunidades tropicais seria o alto grau de especialização dessas espécies.

Para as comunidades de insetos herbívoros associados a plantas de uma comunidade, a especialização pode seguir dois caminhos: a diferenciação de maneiras de exploração de uma determinada planta hospedeira; ou a especialização de cada herbívoro em espécies hospedeiras distintas. A contribuição desses dois modos de especialização para a diversidade das comunidades locais de herbívoros representam os componentes de diversidade que designamos antes, respectivamente, como B e C.

Nos insetos herbívoros, estudos de campo que buscaram a diferenciação de nicho de espécies coocorrentes não obtiveram resultados expressivos. Com isto, a competição interespecífica ficou desacreditada como principal mecanismo organizador dessas comunidades (Strong *et al.* 1984). Mais recentemente, uma revisão e meta-análise de estudos de competição entre insetos fitófagos também não encontrou os padrões teoricamente previstos nas comunidades, embora competição esteja comprovadamente ocorrendo em muitos casos (Kaplan e Denno 2007).

Uma outra abordagem para o mesmo problema consiste em verificar a existência de saturação das comunidades locais. **Saturação** é um outro modo de expressar a noção de que a competição interespecífica e, conseqüentemente, a similaridade limitante entre os nichos de insetos coocorrentes, impõem um teto para a diversidade de espécies que podem coexistir em comunidades locais. Esta ideia foi explorada, examinando a relação entre a diversidade de comunidades locais associadas a uma planta com a diversidade total de herbívoros associados com a mesma planta em toda a região de estudo, isto é, a relação entre a diversidade local e regional. Caso não haja um tamanho máximo para as comunidades locais, pode-se esperar que, quanto maior for a diversidade regional dos insetos associados a uma planta, maior será também a comunidade dos herbívoros encontrados em populações locais dessa planta – que representará uma proporção ou “fração local” da diversidade regional (figura 14.3). Ao contrário, se houver um fator limitante de coexistência, a diversidade das comunidades locais será limitada e independente da diversidade regional dos herbívoros para diferentes valores (figura 14.3).

Poucos estudos de campo conseguiram comparar a diversidade local de insetos herbívoros com a diversidade regional conhecida em várias espécies de plantas (Lewinsohn 1991; Cornell e Lawton 1992). De modo geral, não foram encontrados sinais de saturação ou de limitação da diversidade de comunidades fitófagas locais. Portanto, também essa linha de estudos não encontrou evidências de que a competição interespecífica entre os herbívoros esteja determinando sua diversidade em comunidades locais. Ainda assim, nota-se a falta de estudos neste sentido em plantas tropicais. Não podemos descartar a possibilidade de que, em determinados tipos de ambientes tropicais, ou para certos grupos de herbívoros ou de plantas hospedeiras, a competição interespecífica contribua para determinar a diversidade local.

GULDAS DE INSETOS FITÓFAGOS

Até aqui, temos tratado os insetos herbívoros como um conjunto único, cuja diversidade pode ser dividida entre os componentes discutidos acima. No entanto, diferentes guildas de insetos (ver quadro 14.1), ainda que utilizando as mesmas plantas hospedeiras na mesma comunidade local, podem ter diferenças acentuadas na repartição de sua diversidade entre suas plantas hospedeiras. Tais diferenças foram

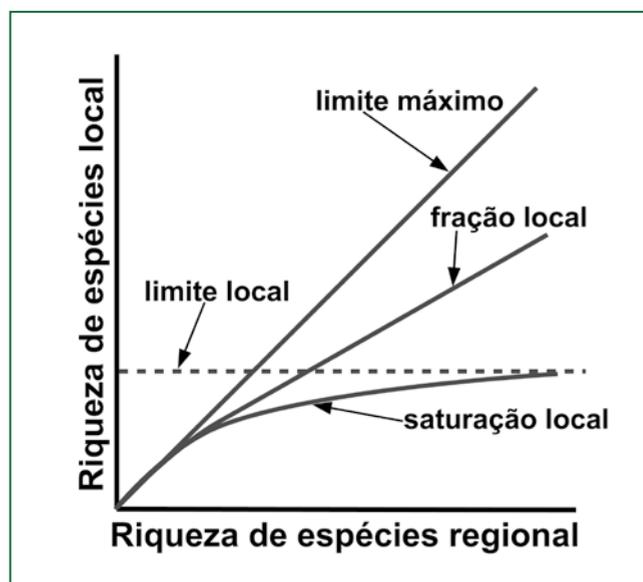


Figura 14.3

Três modelos para a relação entre riqueza de espécies em escala local e regional. Quando não há limitação à coexistência de espécies em nível local, a riqueza da comunidade local é igual à comunidade regional, e todas as espécies ocorrem em todos os locais (**limite máximo**). Quando se supõe que haja um limite para o número de espécies que podem coocorrer, a riqueza local irá aumentar com o aumento da riqueza regional até um certo limite (**limite local**), no qual a comunidade está saturada (**saturação local**). Um caso intermediário ocorre quando determinada fração da comunidade regional ocorre em cada local (**fração local**), porém sem ter limite de tamanho. Isto pode se dar por restrições à dispersão geográfica dos herbívoros ou por condições abióticas distintas em diferentes localidades (adaptado de Cornell e Lawton 1992).

demonstradas, de uma forma bastante efetiva, em um trabalho recente de Novotny e colaboradores (2010). Ao longo de 15 anos, foi construída a rede de interações da comunidade de plantas e insetos em uma floresta tropical de Papua Nova Guiné. Com um esforço amostral de mais de 200 mil insetos, pertencentes a 1.490 espécies e se alimentando de 224 espécies de plantas, pode-se considerar que esse é o estudo mais detalhado da comunidade de insetos de determinada localidade já realizado (Lewinsohn 2010). Os insetos fitófagos foram agrupados em guildas definidas com base em uma combinação de quatro características: (1) o órgão vegetal utilizado, (2) a fase de desenvolvimento em que ocorre a alimentação, (3) se o inseto se alimenta internamente ou externamente e (4) se o tecido é mastigado ou sugado (tabela 14.1). Os autores propõem uma classificação geral em 24 guildas distintas, sendo que 11 guildas foram inventariadas e investigadas em seu estudo (tabela 14.1 e figura 14.4).

Um dos padrões mais marcantes observados por Novotny e colaboradores (2010) é a diferença entre guildas quanto ao grau de especialização alimentar. Foram

construídas redes de interações com um conjunto padronizado de nove espécies de plantas hospedeiras para essas guildas, seis das quais são mostradas na figura 14.4. Nessa figura, como na figura 14.2, espécies de herbívoros são representadas pelos retângulos superiores em cada rede, enquanto as espécies de plantas são os retângulos inferiores. Cada ligação entre as espécies representa uma interação alimentar. Nessa representação quantitativa, o tamanho dos retângulos e a largura de linhas indicam, respectivamente, a frequência das espécies e de suas interações.

Na figura 14.4, podemos perceber que, além da riqueza de insetos em cada guilda, que diminui acentuadamente das guildas à esquerda para a direita, há uma diferença marcante entre as redes interativas de folívoros adultos, sugadores de floema e sugadores de xilema, por um lado, e larvas folívoras, minadores e frugívoros, por outro. Comparando essas duas situações com o padrão descrito na figura 14.2c, percebe-se que a diferença fundamental entre esses dois conjuntos de guildas é a especialização dos herbívoros. As guildas do primeiro grupo tendem a ter espécies mais generalistas, enquanto as do segundo são mais especializadas. No caso das guildas generalistas, cada espécie de herbívoro utiliza grande parte das plantas hospedeiras disponíveis. Por outro lado, nas guildas especialistas, a maior parte das espécies utiliza uma pequena proporção das espécies de hospedeiras disponível.

Ao contrário do que se esperaria, foram observadas guildas com toda a gama de especialização possível, desde as dominadas por espécies monófagas, até aquelas com predominância de grandes generalistas. Como se pode ver, não há uma guilda que seja representativa de toda a comunidade. Portanto, deve-se ter cautela ao generalizar os padrões de uma guilda ou grupo taxonômico para toda a comunidade de herbívoros.

PADRÕES REGIONAIS DE GRANDE ESCALA

O gradiente latitudinal de riqueza de espécies é um dos principais padrões observados em comunidades. Explicar essa variação na diversidade entre locais tropicais e temperados é um dos maiores e mais antigos desafios das teorias ecológicas. Quando consideramos os insetos fitófagos, a especialização alimentar pode exercer influência sobre a diversidade (componente C, acima) e, assim, contribuir para esse gradiente. Dois estudos ilustram abordagens distintas e complementares para investigar o problema (figura 14.5).

Novotny e colaboradores (2006) realizaram um estudo comparativo entre uma floresta na Europa Central, e a outra, na mesma região de Papua Nova Guiné, onde realizaram o estudo de guildas citado na seção anterior. Neste estudo, procuraram comparar os herbívoros associados a um grupo de 14 espécies de árvores escolhidas

Tabela 14.1

Características das guildas de herbívoros estudadas por Novotny e colaboradores (2010). A classificação geral de guildas propostas pelos autores abrange 24 guildas, mas algumas outras precisariam ser acrescentadas, como os brocadores de sementes e os comedores especializados de botões, flores, ou meristemas (Lewinsohn 2010). Os táxons indicados são os mais importantes em Papua Nova Guiné. Em outras regiões tropicais, acrescentam-se outros táxons distintos.

Guilda	Parte da planta	Estágio	Tipo	Local	Ordens incluídas, com suas subdivisões mais importantes (subfamília a subordem)
Mastigadores de fruto	Fruto	Larva	Mastigador	Interno	Diptera (Tephritidae, Dacinae)
Mastigadores de fungo	Fungo no xilema e floema	Larva	Mastigador	Interno	Coleoptera (Scolytinae e Platypodinae)
Adultos mastigadores de folha	Folha	Adulto	Mastigador	Externo	Orthoptera, Phasmatodea e Coleoptera
Larvas mastigadoras de folha	Folha	Larva	Mastigador	Externo	Lepidoptera e Coleoptera
Minadores	Folha	Larva	Mastigador	Interno	Lepidoptera, Coleoptera e Diptera
Sugadores de folha	Folha	Todos	Sugador	Externo	Homoptera (Typhlocybinae)
Mastigadores de floema	Floema	Larva	Mastigador	Interno	Coleoptera (Scolytinae)
Sugadores de floema	Floema	Todos	Sugador	Externo	Homoptera (Auchenorrhyncha)
Mastigadores de raiz	Raiz	Larva	Mastigador	Externo	Coleoptera (Chrysomelidae)
Mastigadores de xilema	Xilema	Larva	Mastigador	Interno	Coleoptera (Cerambycidae)
Sugadores de xilema	Xilema	Todos	Sugador	Externo	Homoptera (Auchenorrhyncha)

por terem o mesmo grau de relacionamento filogenético. Com isto, os autores pretendiam controlar o efeito de afinidade filogenética entre espécies hospedeiras sobre a especialização dos insetos herbívoros em cada região, já que, além da diversidade de espécies, a diversidade filogenética das plantas também é muito maior nas comunidades tropicais. Sob esse controle, os autores não encontraram nenhuma diferença de grau de especialização dos herbívoros das comunidades temperada e tropical (figura 14.5a).

O segundo estudo, em âmbito continental (Dyer *et al.* 2007), buscou testar se esse efeito ocorria, estudando amplamente as interações de lagartas de mariposas e borboletas com suas plantas hospedeiras, em oito áreas das Américas (Norte, Central e Sul), realizados por diferentes grupos de pesquisadores, em diversos períodos. As áreas de estudo se situaram em latitudes variando dos 47° Norte (Canadá) até os 15° Sul (cerrados de Brasília), o que permitiu comparar o grau de especialização alimentar dessas lagartas ao longo de um extenso gradiente latitudinal. O esforço amostral empregado foi muito intenso, com quase 200 mil lagartas criadas em laboratório para se obter dados confiáveis sobre o uso de hospedeiras (quadro 14.3).

Conforme a expectativa teórica, foi observada uma tendência para maior especialização alimentar em regiões tropicais, que é claramente visualizada em uma regressão do número médio de gêneros de planta utilizado por cada espécie de herbívoro, em função da latitude de cada comunidade (figura 14.5b). Os autores propõem que esse padrão pode ser resultado de uma maior importância das interações bióticas em relação a condições físicas nos trópicos, levando à diversificação e à evolução de defesas mais intensas por parte das plantas, que acabam levando à especialização. Discutiremos novamente esse possível papel das interações na diversificação, mais adiante.

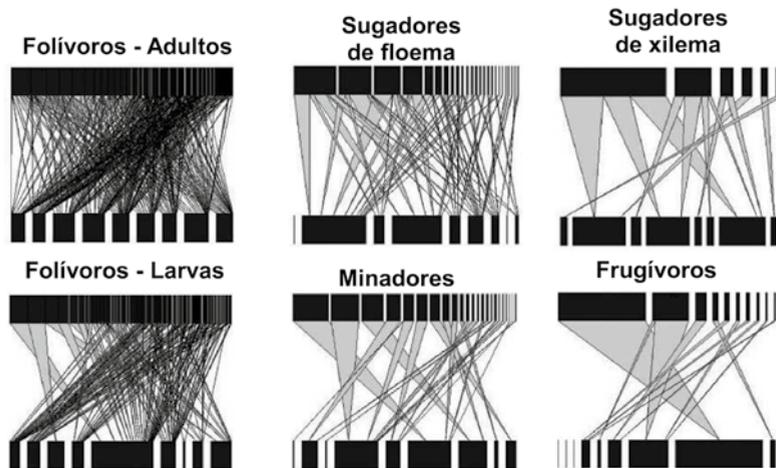


Figura 14.4

Redes de interação entre herbívoros de diferentes guildas e plantas em uma floresta tropical pluvial em Papua Nova Guiné. Cada guilda é representada em um conjunto padronizado de 9 plantas hospedeiras, para comparação. Na linha inferior, diferentes retângulos representam diferentes espécies de plantas. De forma similar, retângulos da linha superior representam diferentes espécies de herbívoros. O tamanho de cada retângulo representa a abundância da espécie. Linhas de diferentes larguras ligando duas espécies representam a frequência da interação (adaptado de Novotny *et al.* 2010).

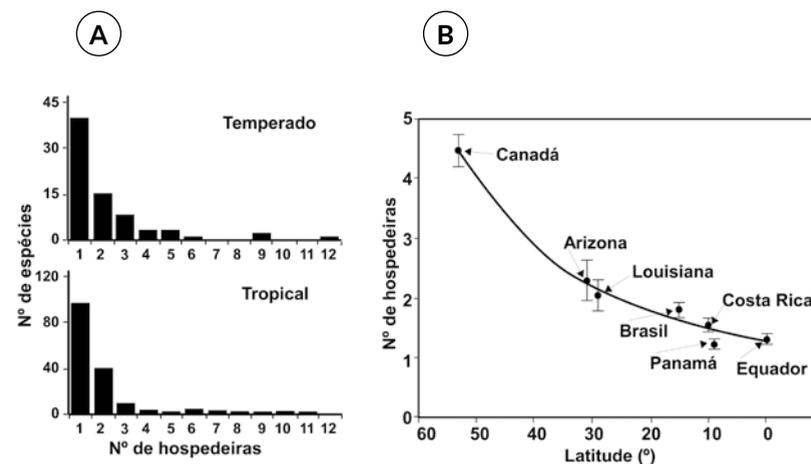


Figura 14.5

Variação na especialização alimentar de larvas de Lepidoptera em regiões tropicais e temperadas. Em dois trabalhos diferentes, foram obtidos resultados divergentes. Em (A), foi estudada a fauna de herbívoros associada a 14 espécies de plantas (diferentes em cada local), em dois locais: Papua Nova Guiné (tropical), e Morávia, na República Checa (temperada). Não foram observadas diferenças quanto ao grau de especialização entre as regiões (adaptado de Novotny *et al.* 2006). Em (B), foi estudado todo o conjunto de espécies de larvas de Lepidoptera em 7 localidades, sendo uma temperada, duas subtropicais e quatro tropicais. Foi encontrado um efeito da latitude sobre a especialização (adaptado de Dyer *et al.* 2007). Note que a latitude é dada em valor absoluto (afastamento da linha do Equador). Por isso, o Brasil está posicionado entre a Costa Rica e a Louisiana!

Por que esses dois estudos levam a conclusões distintas? Ambos são trabalhos realizados cuidadosamente, que reuniram os melhores dados existentes para os seus propósitos. Novotny e colaboradores (2006) realizaram um estudo comparando duas comunidades locais, com um número restrito de hospedeiros, enquanto Dyer e colaboradores (2007) fizeram um estudo geograficamente abrangente, de todas as hospedeiras amostradas, para um táxon e modo de vida específico. Esse estudo integrou outros estudos realizados com abrangência espacial e temporal muito diversa, que pode ter reforçado o gradiente de especialização encontrado (Lewinsohn e Roslin 2008). Por terem âmbitos diferentes, os resultados podem destacar aspectos divergentes. Estes dois estudos são avanços importantes, mas mostram que estamos ainda longe de elucidar por completo os padrões de grande escala na diversidade de insetos herbívoros e os processos que os produziram (tabela 14.2).

INTERAÇÕES HERBÍVORO-PLANTA E ESTIMATIVAS DE DIVERSIDADE GLOBAL

Um pequeno artigo, publicado em uma revista restrita a estudos de coleópteros, ganhou fama inesperada nas estimativas da biodiversidade global. Naquele artigo de 1982, Terry Erwin, especialista na família dos carábidos, avaliou o total de artrópodos terrestres em mais de 30 milhões de espécies. Este número era 3 a 5 vezes maior do que as estimativas consideradas até aquela data e tem sido foco de debate, desde então (Thomas 1990; Ødegaard 2000; Novotny *et al.* 2002).

Como Erwin chegou aos famosos 30 milhões? Seu ponto de partida foram amostras de artrópodos das copas de árvores obtidas com uma técnica aperfeiçoada nos anos 1970 – a **fumigação** das copas com inseticidas piretroides,

aparando os insetos mortos ou anestesiados em coletores montados acima do solo. Erwin havia amostrado a copa de 19 árvores da mesma espécie, *Luehea seemannii*, em uma floresta tropical do Panamá. Seu cálculo teve a sequência mostrada na tabela 14.3.

É evidente a grande dificuldade de fazer qualquer cálculo deste tipo. A inovação maior de Erwin foi de basear sua estimativa no número de espécies especializadas associadas com uma determinada árvore, e depois estender essa estimativa para o total de espécies de árvores tropicais do mundo. Na tabela 14.3, vemos que, para Erwin, os insetos herbívoros são a grande maioria entre os especialistas – isto porque este modo de vida é o mais frequente entre os besouros coletados e também porque ele supôs que há maior proporção (20%) de herbívoros especialistas em *Luehea seemannii* do que entre os demais modos de vida. Assim, os 136 besouros herbívoros representam 83% das 163 espécies que Erwin supôs serem exclusivamente associados com essa espécie de árvore.

Fica claro, portanto, que a estimativa de diversidade terrestre global depende do número de insetos herbívoros, mais que de outras categorias; e, depois, do grau de especialização desses herbívoros em suas plantas hospedeiras. Quanto maior for a proporção de especialistas, mais diferenciadas serão as comunidades de insetos associadas a cada planta.

A especialização de hospedeiros não é uma característica simples, com somente dois estados: monofagia completa (ingestão de uma só espécie de planta hospedeira) ou polifagia total (ingestão de qualquer espécie de planta, indiscriminadamente). Thomas (1990), entre outros, usa o conceito de **especialização efetiva** para ajustar o número de especialistas ao seu grau de especialização. Isto é feito, simplesmente, dividindo-se o total de espécies de herbívoros da comunidade pelo total de

Tabela 14.2

Fatores que influenciam a diversidade de insetos herbívoros que se alimentam da samambaia *Pteridium aquilinum*, em diferentes escalas de análise (Lawton *et al.* 1993).

Fator	Escala espacial	Indicadores	Influência
História da biota	Continental	Composição taxonômica da fauna	Forte
Distribuição da planta	Continental	Relação espécie-área regional	Forte
Latitude	Regional	Tamanho e diferenciação das assembleias locais	Pequena mas significativa
Sazonalidade	Regional	Dinâmica e sucessão de insetos	Variável
Heterogeneidade de habitat	Regional a local	Distribuição de insetos	Variável
Tamanho da mancha	Local	Relação espécie-área local	Fraca
Interações na comunidade	Local	Convergência funcional e saturação da assembleia	Não detectada

interações alimentares observado. Este número, na verdade, é o inverso da média de hospedeiros por herbívoro. A especialização efetiva é máxima e igual a 1, se todos os herbívoros forem monófagos. Quanto mais generalistas houver e/ou quanto maior a amplitude de hospedeiro de cada um, menor será o valor dessa medida.

PAPEL DAS INTERAÇÕES NA GERAÇÃO E MANUTENÇÃO DA DIVERSIDADE

Considerando-se a grande diversidade de insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras, já destacada no início do capítulo, não é surpreendente que diferentes hipóteses tenham destacado o papel das interações na geração e/ou manutenção da diversidade de espécies. A seguir, examinaremos algumas dessas hipóteses:

- As primeiras propostas de coevolução entre herbívoros e suas plantas hospedeiras.
- Os modelos coevolutivos atuais.
- A especiação simpátrica mediada por mudança de planta hospedeira.
- Modelo de Janzen-Connell para a diversidade tropical.

Os primeiros modelos de coevolução entre herbívoros e seus hospedeiros, como o de Ehrlich e Raven (1964), já consideravam essa interação como uma força

diversificadora ao longo do tempo evolutivo. Partindo da observação de que borboletas aparentadas se alimentavam de plantas hospedeiras também aparentadas, os autores propuseram que a evolução recíproca entre animais e plantas promoveria a diversificação de ambos. Isso se daria pelo surgimento de novos compostos defensivos por parte das plantas e de contra-adaptações nos insetos, que lhes permitiria superar as defesas das plantas para delas se alimentarem.

Repetições sucessivas desse processo gerariam as chamadas **corridas armamentistas** evolutivas, em que uma nova estratégia desenvolvida por determinada espécie para evitar inimigos provoca uma resposta por parte do inimigo que, ao ocupar esse nicho temporariamente vago, passa a ter a vantagem de utilizar exclusivamente o novo recurso e se diversifica. Essa reciprocidade não ocorre no caso de adaptação a fatores abióticos, que podem ser pensados como um **alvo fixo**, enquanto a adaptação a outras espécies é melhor compreendida como um **alvo móvel**.

Alguns aspectos dessa ideia clássica de coevolução foram criticados, posteriormente, por não serem confirmados em estudos mais aprofundados. As críticas enfocaram a ênfase exagerada dada às substâncias secundárias das plantas como explicação para a coevolução entre esses grupos e a previsão de que as espécies de plantas e de herbívoros deveriam apresentar filogenias congruentes. No entanto, as ideias sobre coevolução lançadas nesse trabalho moldaram de forma marcante os estudos das interações herbívoro-planta nas décadas subsequentes e, como

Tabela 14.3

Sequência de cálculo usada por Terry Erwin para estimar a diversidade total de artrópodos em florestas tropicais (Erwin 1982; Ødegaard 2000).

Riqueza total de espécies de besouros obtidos por fumigação da copa de <i>Luehea seemannii</i> , no Panamá	1.200
Herbívoros	682
– especialistas em <i>Luehea seemannii</i> (20%)	136
Predadores e detritívoros	392
– especialistas em <i>Luehea seemannii</i> (5%)	20
Fungívoros	69
– especialistas em <i>Luehea seemannii</i> (10%)	7
Total de besouros especialistas em <i>Luehea seemannii</i>	163
Espécies de árvores tropicais em 1 hectare de mata	70
Total de espécies de besouros especialistas por hectare de mata (163 X 70), mais 1.038 espécies “turistas”	12.448
Número de espécies de artrópodos no dossel de 1 hectare de mata, supondo coleópteros como 40% do total	31.120
Número total de artrópodos em 1 hectare de mata, supondo que 66,7% do total ocorrem no dossel	41.389
Total de espécies de árvores tropicais no mundo	50.000
Extrapolando dos artrópodos associados com 70 espécies de árvores em 1 hectare, para 50.000 espécies (50.000 / 70)	x 714
	29,56 milhões

veremos adiante, a ideia de coevolução como impulso diversificador resiste e tem se intensificado, à medida que outros aspectos das interações são reconhecidos.

Um dos pontos reconsiderados da ideia clássica de coevolução, que permitiu generalizá-la, é a ideia de corrida armamentista evolutiva estrita, em que se tratava a coevolução como um processo apenas entre duas espécies. A visão mais moderna de coevolução trata-a como um processo mais difuso, em que cada espécie está sujeita a pressões seletivas oriundas de diferentes espécies de inimigos naturais e mutualistas. No sentido inverso, cada espécie exerce seleção também sobre várias outras, formando um sistema seletivo bastante complexo e reticulado. Apesar de ser mais difusa do que a visão estrita de coevolução, esse modelo mantém a característica fundamental do processo coevolutivo, que é a evolução recíproca de caracteres nas espécies que interagem.

Tal complexidade acaba sendo aumentada pelo fato de que todas as populações estão geograficamente estruturadas, e as áreas de ocorrência de espécies que interagem não são exatamente as mesmas. Por isso, o conjunto de espécies com que uma população local interage varia no espaço e no tempo, criando a possibilidade de variação nos fenótipos ótimos e nos processos coevolutivos de cada local. Essa estruturação das interações e da coevolução é conhecida como **mosaico geográfico** ou **deriva biótica** (Thompson 2005). Toda essa diversidade de interações permite uma diversificação bem maior do que na adaptação a fatores abióticos, nos quais não há resposta recíproca do lado do ambiente.

Uma alternativa desconsiderada, por ser improvável, nos modelos clássicos de coevolução entre herbívoros e suas plantas hospedeiras, foi o processo de especiação simpátrica de populações de herbívoros que utilizem plantas diferentes. Esse tipo de especiação sem isolamento geográfico passou a ter maior crédito devido às evidências mais recentes, que incluem alguns casos bem documentados (Bolnick e Fitzpatrick 2007). O exemplo mais conhecido é *Rhagoletis pomonella* (Bush 1975), uma mosca das frutas da América do Norte, que se alimenta de espécies do gênero *Crataegus*, uma rosácea conhecida como espinheiro-alvar. Após o início do cultivo de maçãs pelos colonizadores europeus, uma linhagem dessa espécie passou a se alimentar de maçãs (*Malus*), que também são rosáceas, em simpatria com aquelas que se alimentavam de *Crataegus*. A partir de mudanças na escolha de habitat e de época de reprodução, ajustadas a diferenças fenológicas dos frutos das duas espécies, essas linhagens divergiram.

Um outro mecanismo relacionado que pode contribuir para a especiação simpátrica dependente da planta hospedeira é a ocorrência de zonas de hibridação de plantas hospedeiras. Como uma das principais premissas das hipóteses de especiação simpátrica envolve o uso de uma nova planta hospedeira, mecanismos que facilitem essa mudança contribuem para esse tipo de especiação. Floate e Whitham (1993) propuseram que, quando há formação de híbridos entre plantas hospedeiras, insetos que utilizem alguma das plantas podem passar a utilizar os híbridos. Isso ocorre porque híbridos tendem a apresentar características intermediárias às espécies parentais. Assim, as características utilizadas para seleção da planta hospedeira por parte dos herbívoros estariam presentes nos híbridos. Apesar disso, para utilizar essas plantas eficientemente, os insetos necessitariam de mecanismos de adaptação às defesas de ambas as plantas, o que facilitaria subsequentemente a ocupação da outra planta parental. Segundo essa hipótese, os híbridos servem como ponte que permite a ocupação de novas plantas hospedeiras.

Apesar de bastante atraente, essa hipótese tem alguns problemas, como a dominância genética em muitas características dos híbridos. Quanto à resposta dos herbívoros, há evidências controversas; alguns estudos não encontraram aumento na diversidade de herbívoros em espécies que hibridizam (Strauss e Zangerl 2002), porém outro estudo recente sugere a eficácia de um híbrido de carvalho como ponte entre suas espécies parentais (Tovar-Sanchez e Oyama 2006). Ainda assim, esse mecanismo proposto, com o exemplo citado e vários outros casos de formação de raças em diferentes hospedeiras, demonstram a possibilidade da especiação simpátrica vinculada à planta hospedeira, que pode contribuir para a alta diversidade de insetos herbívoros.

Uma importante hipótese para a manutenção da biodiversidade a partir das interações é o modelo proposto por Janzen (1970) e Connell (1971) para a diversidade de árvores tropicais. Segundo essa hipótese, a diversidade de árvores nos ambientes tropicais é mantida graças a uma distribuição relativamente uniforme e com baixa densidade populacional das árvores adultas, em função de dois processos: (1) por um lado, a probabilidade de ocorrência de sementes diminui exponencialmente com o afastamento da planta-mãe, de modo que uma pequena proporção das sementes é dispersada a longas distâncias; (2) por outro lado, há alta frequência de herbívoros especialistas próximo às plantas adultas, que atacam preferencialmente as plântulas e sementes das plantas mais próximas à planta-mãe. Esses dois processos em conjunto devem produzir a maior sobrevivência de plantas coespe-

cíficas distantes da planta-mãe, o que limita a densidade de cada uma e possibilita a coexistência “entremeada” entre plantas de espécies diferentes.

Apesar de muitos estudos tentarem validar o modelo de Janzen-Connell, revisões recentes dessas tentativas apontaram resultados pouco conclusivos. Uma meta-análise (Hyatt *et al.* 2003) concluiu que os estudos realizados até então davam pouco suporte à hipótese, pois apenas uma pequena fração das espécies de árvores analisadas apresentaram sobrevivência dos imaturos dependente da distância da planta-mãe. Essa revisão, no entanto, não incluiu os testes já realizados para um efeito de mortalidade de imaturos dependente da densidade, outra das previsões do modelo.

Outra revisão que compilou testes da hipótese de Janzen-Connell (Carson *et al.* 2008) aponta que o verdadeiro problema pode estar na forma como esse modelo foi testado até agora. Os testes realizados não seriam adequados, pois buscam apenas testar a dependência de densidade ou da distância da planta-mãe na sobrevivência para algumas espécies focais. Como a hipótese de Janzen-Connell prevê um efeito no nível da comunidade, o efeito de densidade em algumas espécies não seria suficiente e nem necessário para a manutenção de maior número de espécies proposto pela hipótese. Por isso, os autores concluem que essa é uma hipótese difícil de refutar, já que demandaria esse tipo de teste para toda a comunidade, juntamente com levantamentos sobre a capacidade competitiva de cada espécie quando livre de predadores.

Podemos concluir, pela variedade de mecanismos propostos, que as interações seguramente têm um papel importante na geração e manutenção da biodiversidade. Na geração da diversidade, as interações podem facilitar a especiação por meio dos processos de coevolução e especiação simpátrica mediadas pelo hospedeiro. Para manter a diversidade, as interações agem por meio de efeitos que reduzem a competição interespecífica, como no modelo de Janzen-Connell, ou pelo aumento no número de nichos disponíveis, pela formação dos mosaicos geográficos e pela especialização nas interações.

CONCLUSÃO

Em seus trabalhos pioneiros, há 50 anos, Richard Southwood intuiu que as entomofaunas associadas a cada espécie hospedeira representavam entidades com características próprias que revelavam padrões de composição e diversidade capazes de indicar processos ecológicos e

evolutivos de grande interesse. A utilidade e importância da pesquisa destas **comunidades componentes** se confirmou amplamente neste meio século de investigações. Não encontramos modelos simples e precisos capazes de explicar amplamente como e quando essas comunidades variam.

Considerando-se...

- a multiplicidade de modos de vida dos insetos;
- a diversidade morfológica, fisiológica e química das plantas hospedeiras;
- as interações indiretas entre os insetos mediadas por diferentes plantas, predadores, ou parasitoides;
- a disparidade das condições ambientais em que tais interações se desenrolam,
- e sua variabilidade em diferentes escalas espaciais e temporais; e assim por diante...

...nem é provável que explicações simples e abrangentes sejam factíveis.

A grande diversidade de plantas e animais, especialmente em muitas comunidades tropicais, não se combina em uma gigantesca rede trófica. Mais que isto, forma um mosaico trófico extraordinariamente complexo que compreende módulos e submódulos definidos por limites filogenéticos, funcionais e históricos (Prado e Lewinsohn 2004; Lewinsohn *et al.* 2006; Lewinsohn 2010). Mapear essas estruturas e elucidar seu funcionamento é um dos maiores desafios com que a ecologia tropical se defronta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADLER, P.H.; FOOTIT, R.G. 2009. Introduction. *In: Footit, R.G.; Adler, P.H. (eds.). Insect Biodiversity: Science and Society*, pp.1-5, Blackwell, Oxford.
- BERENBAUM, M.R. 2009. Insect biodiversity – millions and millions. *In: Footit, R.G.; Adler, P.H. (eds.). Insect Biodiversity: Science and Society*, pp.575-582, Blackwell, Oxford.
- BERNAYS, E.A.; CHAPMAN, R.F. 1994. Host-plant Selection by Phytophagous Insects. Chapman and Hall, New York.
- BOLNICK, D.I.; FITZPATRICK, B.M. 2007. Sympatric speciation: models and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 459-487.
- BUSH, G.L. 1975. Sympatric speciation in phytophagous parasitic insects. *In: Price, P.W. (ed.). Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*, pp.187-206. Plenum, New York.

- CARSON, W.P.; ANDERSON, J.; LEIGH, E.; SCHNITZER, S.A. 2008. Challenges associated with testing and falsifying the Janzen-Connell Hypothesis: a review and critique. *In*: Carson, W.P.; Schnitzer, S.A. (eds.). *Tropical Forest Community Ecology*, pp.210-241. Blackwell Publishing, Oxford.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In*: de Boer, P.J.; Gradwell, G.R. (eds.). *Dynamics of Populations: Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations*, pp.298-312. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- CORNELL, H.V.; LAWTON, J.H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities – a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1-12.
- DINIZ, I.R.; MORAIS, H.C. 1997. Lepidopteran caterpillar fauna of Cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* 6: 817-836.
- DINIZ, I.R.; MORAIS, H.C.; CAMARGO, A.J.A. 2001. Host plants of lepidopteran caterpillars in the Cerrado of the Distrito Federal, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 45: 107-122.
- DYER, L.A.; SINGER, M.S.; LILL, J.T.; STIREMAN, J.O.; GENTRY, G.L.; MARQUIS, R.J.; RICKLEFS, R.E. *et al.* 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448: 696-699.
- EHRlich, P.R.; RAVEN, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- ERWIN, T.L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists' Bulletin* 36: 74-75.
- FARRELL, B.D.; MITTER, C.; FUTUYMA, D.J. 1992. Diversification at the insect-plant interface. *Bioscience* 42: 34-49.
- FLOATE, K.D.; WHITHAM, T.G. 1993. The hybrid bridge hypothesis: host shifting via plant hybrid swarms. *American Naturalist* 41: 651-662.
- FONSECA, C.R. 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology* 82: 833-842.
- FRENZEL, M.; BRANDL, R. 2003. Diversity and abundance patterns of phytophagous insect communities on alien and native host plants in the Brassicaceae. *Ecography* 26:723-730.
- GULLAN, P.J.; CRANSTON, P.S. 2010. *The Insects: an Outline of Entomology*, 4a ed. Wiley-Blackwell, Oxford.
- HYATT, L.; ROSENBERG, M.; HOWARD, T. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103: 590-602.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- KAPLAN, I.; DENNO, R.F. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10 : 977-994
- KLOPFER, P.H.; MACARTHUR, R.H. 1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *American Naturalist* 95: 223-226.
- LAWTON, J.H.; PRICE, P.W. 1979. Species richness of parasites on hosts: Agromyzid flies on the British Umbelliferae. *Journal of Animal Ecology* 48: 619-637.
- LAWTON, J.H.; SCHROEDER, D. 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature* 265: 137-140.
- LAWTON, J.H.; LEWINSOHN, T.M.; COMPTON, S.G. 1993. Patterns of diversity for the insect herbivores on bracken. *In*: Ricklefs, R.E.; Schluter, D. (eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*, pp.178-184, University of Chicago Press, Chicago.
- LEATHER, S.R. 2005. *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Blackwell Science, Malden, MA.
- LEWINSOHN, T.M. 1991. Insects in flower heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a case study on tropical species richness. *In*: Price, P.W.; Lewinsohn, T.M.; Fernandes, G.W.; Benson, W.W. (eds.). *Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*, pp.525-559, John Wiley, New York.
- LEWINSOHN, T.M. 2010. A large trophic quilt. *Journal of Animal Ecology* 79: 1143-1145.
- LEWINSOHN, T.M.; NOVOTNY, V.; BASSET, Y. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 597-620.
- LEWINSOHN, T.M.; PRADO, P.I.; JORDANO, P. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* 113: 174-184.
- LEWINSOHN, T.M.; ROSLIN, T. 2008. Four ways toward tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11: 398-416.
- MITTER, C.; FARRELL, B.; WIEGMANN, B. 1988. The phylogenetic study of adaptive zones – has phytophagy promoted insect diversification. *American Naturalist* 132: 107-128.
- NOVOTNY, V.; BASSET, Y.; MILLER, S.E. *et al.* 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841-844.
- NOVOTNY, V.; MILLER, S.; LEPS, J. *et al.* 2004. No tree an island: the plant-caterpillar food web of a secondary rain forest in New Guinea. *Ecology Letters* 7: 1090-1100.
- NOVOTNY, V.; DROZD, P.; MILLER, S.E. *et al.* 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313: 1115-1118.
- NOVOTNY, V.; MILLER, S.E.; BAJE, L. *et al.* 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 79: 1193-1203.
- ØDEGAARD, F. 2000. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 583-597.
- ØDEGAARD, F.; DISERUD, O.H.; OSTBYE, K. 2005. The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology Letters* 8: 612-617.
- PRADO, P.I.; LEWINSOHN, T.M. 2004. Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology* 73: 1168-1178.

- PRICE, P.W. 2002. Species interactions and the evolution of biodiversity. *In: Herrera, C.F.; Pellmyr, O. (eds.) Plant-animal Interactions: an Evolutionary Approach*, pp.3-25. Blackwell Science, Oxford.
- ROOT, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1960. The abundance of the Hawaiian trees and the number of their associated insect species. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 17: 299-303.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology* 30: 1-8.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1973. The insect/plant relationship – an evolutionary perspective. *In: Van Emden, H.F. (ed.) Insect/Plant Relationships*, pp.3-29. Blackwell, Oxford.
- STRAUSS, S.Y.; ZANGERL, A.R. 2002. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. *In: Herrera, C.F.; Pellmyr, O. (eds.) Plant-animal Interactions: an Evolutionary Approach*, pp.77-106. Blackwell Science, Oxford.
- STRONG Jr., D.R.; MCCOY, E.D.; REY, J.R. 1977. Time and the number of herbivore species: the pests of sugarcane. *Ecology* 58: 167-175.
- STRONG Jr., D.R.; LAWTON, J.H.; SOUTHWOOD, T.R.E. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell, Oxford.
- THOMAS, C.D. 1990. Fewer species. *Nature* 347: 237.
- THOMPSON, J.N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- TOVAR-SANCHEZ, E.; OYAMA, K. 2006. Effect of hybridization of the *Quercus crassifolia* x *Quercus crassipes* complex on the community structure of endophagous insects. *Oecologia* 147:702-713
- WARD, L.K. 1977. The conservation of juniper: the associated fauna with special reference to Southern England. *Journal of Applied Ecology* 14: 81-120.