



**KIRA MALVES MAIA**

**EFEITO DO GALHADOR NA ALOCAÇÃO DE  
NUTRIENTES EM FOLHAS DE *Solanum  
lycoarpum*.**

**LAVRAS – MG**

**2017**



**KIRA MALVES MAIA**

**EFEITO DO GALHADOR NA ALOCAÇÃO DE NUTRIENTES  
EM FOLHAS DE *Solanum lycocarpum*.**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

Orientador

Dra. Flávia de Freitas Coelho

**LAVRAS – MG**

**2017**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Maia, Kira Malves.

Efeito do galhador na alocação de nutrientes em folhas de  
*Solanum lycocarpum.*/ Kira Malves Maia. - 2017.

92 p. : il.

Orientador(a): Flávia de Freitas Coelho.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2017.  
Bibliografia.

1. Galhas. 2. Interação inseto-planta. 3. Herbivoria. I. Coelho,  
Flávia Freitas. . II. Título.

**KIRA MALVES MAIA**

**EFEITO DO GALHADOR NA ALOCAÇÃO DE NUTRIENTES EM  
FOLHAS DE *Solanum lycocarpum*.**

**GALL-MAKER EFFECTS IN THE NUTRIENTS ALOCATION IN  
*Solanum lycocarpum* LEAVES.**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 31 de agosto de 2017.

|                                    |      |
|------------------------------------|------|
| Dra. Grazielle Sales Teodoro       | UFPA |
| Dr. Marconi Souza Silva            | UFLA |
| Dr. Thiago Alves Magalhães         | UFLA |
| Dra. Rosângela Alves Tristão Borém | UFLA |

|                            |      |
|----------------------------|------|
| Suplentes                  |      |
| Dra. Letícia Maria Vieira  | UFSJ |
| Dr. Rodrigo Fagundes Braga | UEMG |

Dra. Flávia de Freitas Coelho

Orientadora

**LAVRAS – MG  
2017**

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras, ao Laboratório de Ecologia de Plantas Herbáceas, ao programa de Pós-graduação em Ecologia Aplicada, ao Setor de Ecologia e Conservação, Departamento de Biologia e a todos os professores pela oportunidade e ensino.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos concedida durante esses anos.

À minha orientadora, Flávia de Freitas Coelho, o meu reconhecimento pela oportunidade de realizar esse trabalho, por toda ajuda profissional, pelo apoio, pelos bons momentos de convivência, boa conversa, ensinamentos, enfim por não desistir de mim!

Ao meu sempre professor, orientador e amigo Fernando, meu respeito e admiração, pela paixão por essa profissão que tanto me incentiva.

Aos meus colegas de laboratório, de disciplinas, do departamento (Pri em especial), amigos fora da UFLA, estagiários e conhecidos que passaram pelo meu caminho nessa fase e que deixaram mensagens de apoio.

Aos amigos de trabalho, pelas horas de risadas e distração, incontáveis cafés, formatação da tese, enfim, por toda a ajuda, sem vocês isso não teria graça.

À minha família, Marcelo, Isis, Otávio, mãe e tias pelo suporte, pelo apoio incondicional em todos os momentos, principalmente nos de incerteza, por eu ter chegado aqui.

Meu muito obrigada!

## RESUMO

Insetos galhadores são herbívoros, que utilizam as plantas hospedeiras para garantir seu desenvolvimento. Baseado na premissa de que as plantas com maior teor de nutrientes são preferidas no processo de indução de galhas, uma vez que esses nutrientes são drenados para a formação delas e desenvolvimento dos insetos, verificamos se plantas com galhas apresentaram menor concentração de nutrientes nas folhas do que plantas sem a formação de galhas. Além disso, verificamos se o tamanho das galhas desempenha papel importante no tamanho da prole produzida nas plantas. Dessa forma, avaliamos a relação entre características de desenvolvimento das galhas, como diâmetro, número de galhas em cada planta e concentração de nitrogênio com o número de insetos que emergiram e morreram delas para determinar possíveis relações entre as galhas e sua planta hospedeira. Para obter as respostas realizamos um experimento de indução de galhas em uma casa de vegetação, durante dois anos e acompanhamos o desenvolvimento das plantas germinadas até o processo final de desenvolvimento das galhas. Nossos resultados mostraram que a presença de galhas em *Solanum lycocarpum* altera a alocação de macro e micronutrientes dentro da planta, os quais são redirecionados para o desenvolvimento dos insetos indutores. Em geral, o número de galhas desenvolvidas em indivíduos de *S. lycocarpum*, afetou positivamente o número de insetos que emergiram, o número de insetos que morreram e o tamanho dessas galhas. O tamanho dessas galhas teve uma relação positiva apenas com o número de insetos que emergiram delas. Observamos também, a existência de relação negativa entre concentração de nitrogênio nas folhas da planta hospedeira e número de insetos que emergiram das galhas, ou seja, redirecionamento desse nutriente das folhas da planta hospedeira para o desenvolvimento dos insetos dentro das galhas, aumentando, dessa forma, sua chance de sobrevivência. Nossos resultados são consistentes com a hipótese de que os galhadores drenam alguns nutrientes para seu benefício e formação das galhas, assim como o número e tamanho dessas galhas estão relacionados ao número de insetos formados nelas, e, conseqüentemente, sua chance de sobrevivência. Existe uma taxa de mortalidade natural desses insetos de aproximadamente dois indivíduos por galha, e, dezenove seria o tamanho ideal da prole deixada pela fêmea.

**Palavras-chave:** Cerrado; Herbivoria; Insetos galhadores; Nutrientes na planta; Tamanho de prole.

## ABSTRACT

Gall makers are an example of herbivores that use host plants to guarantee their own development. Based on the premise that plants with higher nutrient content are preferred in the gall induction process, since these nutrients are drained for their formation and insect development, we verified if plants with galls presented lower concentrations of nutrients in leaves than plants without the galls formation. In addition, the galls size plays an important role in the amount of offspring produced in the plants. In this way, we also evaluated the relationship between galls developmental characteristics, such as diameter, galls number in each plant and nitrogen concentration with the number of insects that emerged and died of them to determine possible relationships between the galls and their host plant. To test these hypotheses, we performed a gall induction experiment in a greenhouse during two years and followed the development of the germinated plants until the final process of galls development. Our results showed that the galls presence in *Solanum lycocarpum* alters the allocation of macro and micronutrients within the plant, which are redirected to the inductive insects development. In general, the galls number developed in *S. lycocarpum* individuals positively affected the emerged and died number of insects and galls size. The galls size had a positive relationship only with the emerged number of insects from them. We also observed the existence of a negative relationship between leaves nitrogen concentration of the host plant and number of emerged insects from the galls, that is, redirection of this nutrient from the host plant leaves to the development of the insects inside the galls and survival chance. Our results are consistent with the hypothesis that gall makers drain some nutrients for their benefit and gall formation, as well as the galls number and size are related to the number of insects formed in them, and consequently their chance of survival. There is a natural mortality rate of these insects of approximately two individuals per gall, and nineteen would be the ideal size of offspring left by the female.

**Keywords:** Cerrado; Gallling insects; Herbivory; Offspring size; Plant nutrients.



## LISTA DE FIGURAS

### ARTIGO 1

- Figura 1 – Galha de *Solanum lycocarpum*, induzida pelo coleóptero *Collabismus clitellae*. ..... 32
- Figura 2 – Indivíduos de *Solanum lycocarpum* desenvolvidos na casa de vegetação. .... 33
- Figura 3 – Fêmea do coleóptero *Collabismus clitellae* e escavações no caule de *Solanum lycocarpum*. ..... 34
- Figura 4 – Plantas com e sem galhas (SG - folhas de plantas sem galhas, CGCG - folhas de plantas com galhas, de ramos em que houve a formação da galha e CGSG - folhas de plantas com galhas, de ramos em que não houve a formação da galha). ..... 35
- Figura 5 – Análise da função discriminante de nove variáveis (nutrientes) encontradas em três grupos de plantas, definidos por folhas de plantas com galhas (CGCG), folhas de ramos sem galhas de plantas com galhas (SGCG) e folhas de plantas sem galhas (SG) em indivíduos de *Solanum lycocarpum* (Solanaceae). Elipses de confiança (95%) foram desenhadas em torno dos centróides de cada grupo definido pela análise discriminante..... 40
- Figura 6 – Concentração de nutrientes em indivíduos de *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), nas folhas de ramos com galhas (CGCG); folhas de ramos sem galhas de plantas com galhas (CGSG) e folhas de plantas sem galhas (SG): (A) Nitrogênio (%), (B) Fósforo (%) e (C) Cobre (ppm). ..... 42

### ARTIGO 2

- Figura 1 – Galha multilocular de *Solanum lycocarpum* aberta, mostrando os lóculos individualizados e larvas de *Collabismus clitellae*. ..... 67

|  |    |
|--|----|
| Figura 2 – Relação linear entre o tamanho da galha (cm) e o número de galhas por planta. O modelo linear é descrito por $Y = 10,175x + 4,415$ ; $R^2 = 0,87$ . ....                                | 71 |
| Figura 3 – Relação quadrática entre o número de insetos que emergiram e o número de galhas por planta. O modelo quadrático é descrito por $Y = \exp(0,05x - 0,15 + 2,80^2)$ ; $R^2 = 0,16$ . ..... | 71 |
| Figura 4 – Relação quadrática entre o número de insetos que morreram e o número de galhas por planta. O modelo quadrático é descrito por $Y = \exp(0,28x + 0,13)$ ; $R^2 = 0,27$ . .....           | 72 |
| Figura 5 – Relação quadrática entre o número de insetos que emergiram e o tamanho da galha. O modelo quadrático é descrito por $Y = \exp(-0,01x 0,78 - 4,76^2)$ ; $R^2 = 0,63$ . .....             | 73 |

## LISTA DE TABELAS

### ARTIGO 1

|  |    |
|--|----|
| Tabela 1 – Médias e desvios-padrão, bem como os valores do Teste F comparando-se às médias dos grupos para cada variável fatorial mostrada na Anova fatorial. ....   | 38 |
| Tabela 2 – Funções canônicas discriminantes – coeficientes estandarizados...   | 39 |
| Tabela 3 – Classificação da matriz de Jackknifed dos grupos de presença e ausência de galhas, gerados a partir de duas funções discriminantes e percentuais de classificações corretas para cada grupo. .... | 41 |

### ARTIGO 2

|   |    |
|---|----|
| Tabela 1 – Modelos lineares e quadráticos ajustados entre a concentração de nitrogênio (%) e as variáveis analisadas: tamanho da galha, nº de insetos que emergiram, nº de insetos que morreram e nº de galhas / planta em indivíduos de <i>Solanum lycocarpum</i> ; a, b e c são as estimativas dos parâmetros. * $P < 0,05$ . ... | 74 |
| Tabela 2 – Relação da formação de galhas e insetos em cada indivíduo de <i>Solanum lycocarpum</i> , onde: NG = nº de galhas por indivíduo; TG = tamanho das galhas medido pelo seu diâmetro (cm); NI = nº total de insetos; NIE = nº de insetos que emergiram; NIM = nº de insetos que morreram. ....                               | 75 |

## SUMÁRIO

### PRIMEIRA PARTE

|                          |    |
|--------------------------|----|
| 1. INTRODUÇÃO GERAL..... | 13 |
| REFERÊNCIAS.....         | 17 |

### SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

|   |    |
|---|----|
| ARTIGO 1.....   | 24 |
| Resumo .....  | 26 |
| 1. Introdução .....   | 27 |
| 2. Materiais e Métodos .....                                | 30 |
| 2.1. Espécie de Planta Estudada.....                        | 30 |
| 2.2. Inseto indutor de galhas em <i>S. lycocarpum</i> ..... | 31 |
| 2.3. Experimento em casa de vegetação .....                 | 32 |
| 2.4. Análise química foliar .....                           | 35 |
| 2.5. Análise dos dados.....                                 | 36 |
| 3. Resultados.....  | 37 |
| 4. Discussão.....   | 43 |
| Referências .....   | 48 |
| ARTIGO 2.....   | 57 |
| Resumo .....  | 59 |
| 1. Introdução .....   | 60 |
| 2. Materiais e Métodos .....                                | 66 |

|      |  |    |
|------|--|----|
| 2.1. | Sistema de estudo.....                             | 66 |
| 2.2. | Amostragem e experimento em casa de vegetação..... | 67 |
| 2.3  | Análise dos dados.....                             | 69 |
| 3.   | Resultados.....                                    | 70 |
| 3.1. | Número de galhas por planta .....                  | 70 |
| 3.2. | Tamanho das galhas .....                           | 72 |
| 3.3. | Concentração de nitrogênio.....                    | 73 |
| 3.4. | Tamanho ótimo da prole.....                        | 74 |
| 4.   | Discussão.....                                     | 76 |
| 4.1. | Número de galhas por planta .....                  | 76 |
| 4.2. | Tamanho das galhas .....                           | 77 |
| 4.3. | Concentração de nitrogênio.....                    | 78 |
| 4.4. | Tamanho ótimo da prole.....                        | 80 |
|      | Referências .....                                  | 83 |

## **PRIMEIRA PARTE**

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

Galhas são tecidos tumorais, causados nas plantas, pela ação de diversos organismos que penetram nos vegetais, sobrepujam suas defesas e liberam compostos que estimulam os meristemas a proliferar e a se diferenciar (BORGES, 2006; EDWARDS; WRATTEN, 1981; SANTOS et al., 2012). As galhas são adaptações das plantas ao ataque por seus indutores, que são seletivos quanto à parte das plantas que exploram (SANTOS et al., 2012), fornecendo aos seus indutores um estado ótimo de desenvolvimento para rápida reprodução e abundância de alimento durante as estações menos favoráveis (ANANTHAKRISHNAN, 1986).

As galhas são encontradas em todas as partes das plantas, desde a extremidade da raiz até as gemas apicais do caule, nos órgãos vegetativos e reprodutivos (MALVES; FRIEIRO-COSTA, 2012). Entretanto, vários estudos feitos com galhas mostram que caules e folhas são os órgãos mais afetados (ARAÚJO; GOMES-KLEIN; SANTOS, 2007; FERNANDES; NEGREIROS, 2006; GONÇALVES-ALVIN; FERNANDES, 2001; MAIA; FERNANDES, 2004).

Insetos são os indutores de galhas mais conhecidos, os quais são herbívoros especializados e diversificados que redirecionam recursos vegetais para induzir o tecido nutritivo em que vão se desenvolver e se alimentar (MARINI-FILHO; FERNANDES, 2012; PRICE; FERNANDES; WARING, 1987). Embora pareça estabelecido que o inseto forneça o estímulo para a formação da galha, esse estímulo ainda não foi identificado, nem se conhece detalhadamente seu modo de ação (FERNANDES; MARTINS, 1985). Os principais insetos indutores de galhas são encontrados nas ordens Thysanoptera,

Hemiptera, Homoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera (FERNANDES; CARNEIRO, 2009). A maioria dos insetos indutores de galhas é específica para suas plantas hospedeiras, isto é, eles induzem a formação de galhas somente em uma espécie ou grupo de espécies hospedeiras (SHORTHOUSE; ROHFRTSCH, 1992).

Os galhadores produzem sinais químicos responsáveis em drenar os nutrientes de diversas partes das plantas, para que sejam utilizados para sua alimentação dentro das galhas (BORGES, 2006). Dessa forma, as galhas podem causar impactos negativos na planta hospedeira, enfraquecendo-a, dificultando seu desenvolvimento ou, também, reduzindo sua biomassa e diminuindo sua fecundidade (KETTENRING; WEEKLEY; MENGES, 2009).

Insetos galhadores podem também, diminuir a produção de flores e frutos, reduzir o peso e porcentagem de sementes, além de contribuir para um declínio na taxa de crescimento da planta após o ataque (SILVA et al., 1996). Malves e Coelho (2015) mostraram que a presença de galhas em indivíduos de *Solanum lycocarpum* reduziu o número de flores produzidas, além do tamanho e biomassa das mesmas. Esse resultado mostra um prejuízo da presença da galha na planta. As galhas utilizam os recursos da planta para a alimentação de seus indutores, além disso, tais recursos também são destinados à própria formação das mesmas (OLIVEIRA; ISAIAS, 2010). De acordo com Marini-Filho e Fernandes (2012), galhas induzidas por insetos são importantes drenos de nutrientes de suas plantas hospedeiras.

Tanto os macro quanto os micronutrientes exercem funções específicas na vida das plantas. Os macronutrientes fazem parte das moléculas essenciais, eles são necessários em grandes quantidades e têm função estrutural, como o nitrogênio (N) que está relacionado aos mais importantes processos fisiológicos que ocorrem nas plantas, à fotossíntese, à respiração e ao crescimento



(MALAVOLTA, 2006), e é considerado um dos mais importantes nutrientes assimilados (STRAUSS; ZANGERL, 2002). O fósforo (P) está relacionado a processos metabólicos, ele atua na síntese de proteínas (KOCHIAN, 2000), já o potássio (K) é importante para a manutenção da quantidade de água nas plantas e do crescimento meristemático (MALAVOLTA, 2006). A sua deficiência diminui a quantidade de compostos defensivos e, dessa forma, as plantas se tornam mais palatáveis para os herbívoros (CARMO; PENEDO, 2004). O cálcio (Ca) está relacionado à estrutura da planta, o magnésio (Mg) é essencial na fotossíntese, pois participa dos processos metabólicos como a formação de ATP nos cloroplastos, além de atuar na síntese proteica, formação de clorofilas, carregamento do floema, separação e utilização de fotoassimilados e o enxofre (S) faz parte da composição das proteínas associadas ao nitrogênio (CONCEIÇÃO et al., 2013).

Já os micronutrientes fazem parte da composição das enzimas e têm função reguladora, sendo necessários em quantidades menores nas plantas. Como exemplos de micronutrientes citamos o boro (B), o qual atua no metabolismo de carboidratos e transporte de açúcares, o cobre (Cu) que está associado a processos fisiológicos e o zinco (Zn) que atua como ativador enzimático (MALAVOLTA, 2006). Os micronutrientes são também reconhecidos como vitais para o crescimento reprodutivo das plantas (FAQUIN, 2005).

Diversos autores sugerem que a alta incidência de galhas em várias espécies de plantas do bioma Cerrado se deve ao fato de que, nesse ambiente, há um estresse nutricional maior que em outros (FERREIRA et al., 2007; MAIA; FERNANDES, 2004; URSO-GUIMARÃES; SCARELLI SANTOS, 2006). O conhecido é que os insetos galhadores, provavelmente, sofrem maior pressão seletiva exercida por inimigos naturais em ambientes xéricos, o que pode

também levar a um aumento significativo do número dessas galhas (FERNANDES; PRICE, 1992).

A espécie *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) é uma planta arbustiva encontrada em áreas de pastagens, e são muito comuns em regiões de Cerrado. Conhecida vulgarmente por lobeira ou fruta-do-lobo, é abundante nos cerrados de Minas Gerais (OLIVEIRA-FILHO; OLIVEIRA, 1988). Essa planta cresce e se desenvolve em condições ambientais desfavoráveis, como terras ácidas e pobres em nutrientes. É uma planta resistente, capaz de suportar clima árido, seca prolongada e queimadas (CAMPOS, 1994). Apresenta floração e produção de frutos durante todo o ano (OLIVEIRA-FILHO; OLIVEIRA, 1988; OLIVEIRA-JUNIOR et al., 2003), numerosas sementes com alta taxa de germinação e rápida emergência (VASCONCELOS; PAULA; VASCONCELOS, 2009). Nessa espécie, é comum serem encontradas galhas caulinares.

O inseto indutor de galhas em *S. lycocarpum*, *Collabismus clitellae* Boheman 1837 é um coleóptero que pertence à família Curculionidae. Os adultos de *C. clitellae* são mais abundantes nos meses de outubro, novembro e dezembro, período em que se alimentam dos novos caules, brotos e flores da planta hospedeira. Nesse período, as fêmeas ovipositam sobre os novos brotos, perfurando a epiderme da parte aérea e depositando um único ovo em cada buraco, resultando em galhas multiloculares, com apenas um indivíduo por lóculo. O crescimento das galhas cessa em abril, mas as larvas do *C. clitellae* continuam a crescer e se alimentar do seu tecido até empuparem. As pupas são encontradas no período de maio a julho, e os adultos são observados dentro das galhas de julho a setembro. A maioria emerge em setembro e outubro (SOUZA et al., 1998, 2001).

Este é o primeiro estudo sobre a indução de galhas em casa de vegetação, desde a germinação da planta hospedeira. A partir da indução

buscou-se compreender a relação entre a formação das galhas e a drenagem dos nutrientes da planta hospedeira após a indução. Posteriormente, o tamanho da prole dos insetos indutores de galhas foi avaliado, também pela primeira vez, na ausência de fatores externos. Assim, a tese está estruturada em dois artigos. Conhecendo-se todo o ciclo do inseto indutor e os efeitos das galhas nessa planta, no primeiro artigo, foi elaborado um projeto que avaliasse quais os nutrientes estão relacionados à formação de galhas nessa espécie de planta hospedeira. Tratou-se de um processo de indução experimental de galhas em *S. lycocarpum*, no qual montamos um experimento em casa de vegetação no período de dois anos (janeiro de 2014 a dezembro de 2015), desde a coleta de frutos de *S. lycocarpum*, a fase de germinação das suas sementes, o plantio dessas mudas e período de crescimento dos indivíduos. Coletamos em campo também todos os indivíduos de *C. clitellae*, que foram soltos na casa de vegetação para o processo de indução das galhas. Os resultados e discussões aqui obtidos servirão de base para entendermos qual a relação desses macro e micronutrientes no processo de indução de galhas. O segundo artigo tratou do estudo do tamanho ótimo da prole dos insetos indutores de galhas, na casa de vegetação. Dessa forma, as galhas ficaram protegidas de fatores externos como parasitismo, estresse ambiental e fatores climáticos desfavoráveis.

## REFERÊNCIAS

ANANTHAKRISHNAN, T. N. **Biology of gall insects**. Oxford: IBH, 1986. 382 p.

ARAÚJO, W. S.; GOMES-KLEIN, V. L.; SANTOS, B. B. Galhas entomógenas associadas à vegetação do Parque Estadual da Serra dos Pirineus, Pirenópolis, Goiás, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, p. 45-47, 2007. Suplemento 1.

BORGES, J. C. **Câncer em plantas?** Rio de Janeiro: Instituto Ciência Hoje, 2006. Disponível em: <<http://cienciahoje.uol.com.br/53070>>. Acesso em: 30 jun. 2011.

CAMPOS, J. M. **O eterno plantio: um reencontro com a natureza**. São Paulo: Pensamento, 1994. 250 p.

CARMO, F. M. S.; PENEDO, P. H. S. Influência do aspecto nutricional de *Eucalyptus grandis* W. Hill Maiden na preferência alimentar da lagarta desfolhadora *Eupseudosoma involuta* (Lepidoptera - Arctiidae). **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 28, n. 5, p. 749-754, 2004.

CONCEIÇÃO, G. M. et al. Determinação de macronutrientes (N, P, K, Ca, S, e Mg) nas espécies de Poaceae de uma área de cerrado maranhense. **Enciclopédia Biosfera**, Centro Científico Conhecer, Goiânia, v. 9, n. 17, p. 1051-1063, 2013.

EDWARDS, P. J.; WRATTEN, S. D. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: Pedagógica e Universitária, 1981. 71 p.

FAQUIN, V. **Nutrição mineral de plantas**. Lavras: Ed. UFLA/FAEPE, 2005. 183 p.

FERNANDES, G. W.; CARNEIRO, M. A. A. **Bioecologia e nutrição de insetos-base para o manejo integrado de pragas**. Brasília, DF: EMBRAPA, 2009.

FERNANDES, G. W.; MARTINS, R. P. As galhas: tumores de plantas. **Ciência Hoje**, Rio de Janeiro, v. 4, p. 58-64, 1985.

FERNANDES, G. W.; NEGREIROS, D. A comunidade de insetos galhadores da RPPN Fazenda Bulcão, Aimorés, Minas Gerais, Brasil. **Lundiana**, Belo Horizonte, v. 2, n. 7, p. 111-120, 2006.

FERNANDES, G. W.; PRICE, P. W. The adaptative significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. **Oecologia**, New York, v. 90, p. 14-20, 1992.

FERREIRA, M. F. M. et al. Comparação da incidência de galhadores em duas formações florestais do bioma Cerrado: Cerrado *Stricto Sensu* e Mata Seca. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, p. 36-38, jul. 2007. Suplemento 1.

GONÇALVES-ALVIM, S.; FERNANDES, G. W. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four Neotropical savannas. **Biodiversity Conservation**, London, v. 10, p. 79-98, 2001.

KETTENRING, K. M.; WEEKLEY, C. W.; MENGES, E. S. Herbivory delays flowering and reduces fecundity of *Liatris ohlingerae* (Asteraceae), an endangered, endemic plant of the Florida scrub. **Journal of the Torrey Botanical Society**, Washington, v. 136, n. 3, p. 350-362, 2009.

KOCHIAN, L. V. Molecular physiology of mineral nutrient acquisition, transport and utilization. In: BUCHANAN, B. B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. L. (Ed.). **Biochemistry and molecular biology of plants**. Maryland: American Society of Plant Physiologists, 2000. p. 1204-1247.

MAIA, V. C.; FERNANDES, G. W. Insect galls from Serra de São José, Tiradentes, MG, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 64, n. 3, p. 423-445, 2004.

MALAVOLTA, E. **Manual de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Agronômica Ceres, 2006. 638 p.

MALVES, K.; COELHO, F. F. Gall influence on flower production in *Solanum lycocarpum* (Solanaceae). **Pakistan Journal of Botany**, Karachi, v. 47, n. 2, p. 731-734, 2015.

MALVES, K.; FRIEIRO-COSTA, F. A. List of plants with galls induced by insects from the UNILAVRAS/Boqueirão Biological Reserve, Ingaí, state of Minas Gerais, Brazil. **Check List**, Darien, v. 8, n. 3, p. 426-431, 2012.

MARINI-FILHO, O. J.; FERNANDES, G. W. Stem galls drain nutrients and decrease shoot performance in *Diplusodon orbicularis* (Lythraceae). **Arthropod-Plant Interactions**, New York, v. 6, p. 121-128, 2012.

OLIVEIRA, D. C.; ISAIAS, R. M. S. Cytological and histochemical gradients induced by a sucking insect in galls of *Aspidosperma austral* Arg. Muell (Apocynaceae). **Plant Science**, Shannon, v. 178, p. 350-358, 2010.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; OLIVEIRA, L. C. A. Biologia Floral de uma População de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 11, p. 23-32, 1988.

OLIVEIRA-JUNIOR, E. N. O. et al. Análise nutricional da fruta-de-lobo (*Solanum lycocarpum* St. Hil.) durante o amadurecimento. **Ciências e Agrotecnologia**, Lavras, v. 27, n. 4, p. 846-851, jul./ago. 2003.

PRICE, P. W.; FERNANDES, G. W.; WARING, G. L. Adaptative nature of insect galls. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 16, n. 1, p. 15-24, 1987.

SANTOS, B. B. et al. Galhas de insetos em uma área de cerrado sentido restrito na região semi-urbana de Caldas Novas (Goiás, Brasil). **Brazilian Journal of Biosciences**, São Paulo, v. 10, n. 4, p. 439-445, 2012.

SHORTHOUSE, J. D.; ROHFRIE, O. **Biology of insect induced galls**. Oxford: Oxford University Press, 1992.

SILVA, I. M. et al. Parasitic relationships between a gall forming insect *Tomoplagia rudolphi* (Diptera: Tephritidae) on its host plant (*Vernonia polyanthes*, Asteraceae). **Annals of Botany**, London, v. 78, p. 45-48, 1996.

SOUZA, A. L. T. et al. Host plant response and phenotypic plasticity of a galling weevil (*Collabismus clitellae*: Curculionidae). **Austral Ecology**, Carlton, v. 26, p. 173-178, 2001.

SOUZA, A. L. T. et al. Natural history of a gall-inducing weevil *Collabismus clitellae* (Coleoptera: Curculionidae) and some effects on its host plant *Solanum lycocarpum* (Solanaceae) in Southeastern Brazil. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 91, n. 4, p. 404-409, 1998.

STRAUSS, S. Y.; ZANGERL, A. R. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. In: HERRERA, C. M.; PELLMYR, O. (Ed.). **Plant-animal interactions: an evolutionary approach**. Oxford: Blackwell Science, 2002. p. 77-106.

URSO-GUIMARÃES, M. V.; SCARELLI-SANTOS, C. Galls and gall makers in plants from the Pé-de-Gigante Cerrado Reserve, Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 66, n. 1B, p. 357-369, 2006.

VASCONCELOS, P. B.; PAULA, C. L.; VASCONCELOS, H. L. Resposta morfológica de *Solanum lycocarpum* aos efeitos da herbivoria e estresse hídrico. **Horizonte Científico**, Uberlândia, v. 3, p. 1-17, 2009.



**SEGUNDA PARTE - ARTIGOS**

**ARTIGO 1**

**Realocação de nutrientes nas folhas de *Solanum lycocarpum* St. Hil.  
(Solanaceae) após a indução e formação de galhas.**

Artigo estruturado nas normas da revista “Plant Species Biology”

Kira Malves<sup>1\*</sup>, Flávia Freitas Coelho<sup>2</sup> & Fernando Antônio Frieiro-Costa<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Laboratório de Ecologia Evolutiva de Plantas Herbáceas, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia, Universidade Federal de Lavras, Caixa-postal 3037, Cep.: 37200-000 Lavras, Minas Gerais, Brasil.*

<sup>2</sup>*Laboratório de Ecologia Evolutiva de Plantas Herbáceas, Departamento de Biologia, Setor de Botânica Sistemática, Universidade Federal de Lavras, Caixa-postal 3037, Cep.: 37200-000 Lavras, Minas Gerais, Brasil.*

<sup>3</sup>*Laboratório de Zoologia, Centro Universitário de Lavras, R. Padre Bernardo Kaowner, 15 - Centenário, Cep.: 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brasil.*

*\*Autor para correspondência (e-mail: malves\_kira@yahoo.com.br)*

<sup>1</sup>*Endereço: Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Caixa-postal 3037, Cep.: 37200-000 Lavras, Minas Gerais, Brasil.*

### Resumo

Galhas de *Solanum lycocarpum*, são tecidos tumorais, causados pela ação do inseto indutor *Collabismus clitellae*. Visto que a ação de herbívoros galhadores resulta em alterações químicas nos tecidos vegetais das plantas hospedeiras, hipotetizamos que esses insetos galhadores induzem as suas plantas hospedeiras a realocarem os macro e micronutrientes após seu ataque. Uma vez que os nutrientes são, então, drenados para o desenvolvimento das galhas e dos insetos, plantas com galhas apresentarão menor concentração de nutrientes nas folhas do que plantas sem a formação de galhas. Para testar essa hipótese, realizamos um experimento de indução de galhas em uma casa de vegetação. Coletamos 160 sementes em cinco frutos de um mesmo indivíduo de *S. lycocarpum*, e, durante dois anos (de janeiro de 2014 a dezembro de 2015), acompanhamos o desenvolvimento das plantas germinadas até o processo final de desenvolvimento das galhas. Para o processo de indução de galhas nas plantas, coletamos em indivíduos de *S. lycocarpum*, galhas fechadas e armazenamos em potes de vidros até a saída natural dos adultos de *C. clitellae*, e os soltamos dentro da casa de vegetação, junto às plantas que estavam se desenvolvendo. Após ocorridas as induções, selecionamos 10 plantas com galhas e 10 plantas sem galhas (SG). Das que apresentaram galhas, separamos 10 ramos com galhas das plantas com galhas (CGCG) e 10 ramos sem galhas das plantas com galhas (CGSG), totalizando 30 amostras foliares para análise. A análise química foliar mostrou diferenças significativas para as variáveis %N, %P e ppm Cu. Os grupos SG, CGSG e CGCG foram distintos entre a %N, ppm Zn, ppm Cu e %Mg, sendo maior a %N nas folhas das plantas e dos ramos que não continham galhas. Análises de funções discriminantes separaram o grupo SG dos demais grupos com galhas, CGCG e CGSG, que não se separam. Nossos resultados mostram que a presença de galhas em *S. lycocarpum* altera a alocação de macro e micronutrientes dentro da planta, os quais são redirecionados para o desenvolvimento dos insetos indutores.

**Palavras-chave:** Alocação de nutrientes; Galhas entomógenas; Herbivoria; Interação inseto-planta; Micro e macronutrientes.

## 1 Introdução

A compreensão dos fatores seletivos que favorecem o uso de plantas hospedeiras por insetos herbívoros é o foco central nos estudos da interação entre insetos e plantas (Santos *et al.* 2012). Insetos herbívoros têm desenvolvido diversas estratégias para manipular as plantas hospedeiras em seu próprio benefício (Matsukura *et al.* 2012), e de todas as interações entre plantas e herbívoros, provavelmente, a mais complexa é a de insetos indutores de galhas e suas plantas hospedeiras (Cuevas-Reyes *et al.* 2006; Carneiro *et al.* 2009).

Nas interações planta-herbívoros tem ocorrido, ao longo de 400 milhões de anos de coevolução (Ehrlich & Raven 1964), uma diversificação nas defesas das plantas contra esses herbívoros (Agrawal 2007) que resulta num *trade-off* na alocação entre crescimento, reprodução e defesa (Thompson & Johnson, 2016).

Como resultado desses *trade-offs*, plantas atacadas por herbívoros podem ter seu crescimento diminuído, sua arquitetura alterada, além da diminuição do investimento reprodutivo (Kettenring *et al.* 2009). As plantas, em resposta à herbivoria, sofrem alterações no seu metabolismo primário, sendo capazes de ajustar a alocação de seus recursos temporariamente, encaminhando-os a outros órgãos de armazenamento (Doust & Doust 1988; Gómez *et al.* 2010). Quando os recursos são limitados, e ocorre competição na alocação para uma função ou órgão, eles se tornam indisponíveis à outras funções ou órgãos, implicando em diminuição do crescimento e desenvolvimento da planta (Weiner 2004; Weiner *et al.* 2009; Malves & Coelho 2015).

A utilização da planta como alimento pelo inseto indutor de galhas está baseada no conteúdo nutricional (White 1984; Ribeiro & Fernandes 2000) e na composição química, que pode limitar o uso da planta pelo herbívoro. Secreções liberadas pelos imaturos estimulam desenvolvimento anormal dos tecidos da planta hospedeira, formando as galhas (Grimaldi & Engel 2005). Os galhadores

produzem sinais químicos responsáveis em drenar os nutrientes de diversas partes das plantas, para que sejam utilizados na sua alimentação dentro das galhas (Hartley & Lawton 1992; Borges 2006; Oliveira *et al.* 2016), induzindo alterações morfológicas e fisiológicas nos tecidos das plantas hospedeiras, dentro das quais o inseto se alimenta e cresce (Giron *et al.* 2016). Alguns herbívoros manipulam fisiologicamente suas plantas hospedeiras com o aumento ou diminuição de substâncias particulares nos tecidos das plantas (Numan & Julkunen-Tiitto 2000, Matsukura *et al.* 2012). Nesse sentido, a qualidade nutricional dos tecidos da planta hospedeira é determinante para o desenvolvimento dos insetos herbívoros (Cuevas-Reyes *et al.* 2004).

Outro aspecto comum observado nas interações planta-herbívoros é ocorrer também à sincronização entre a fenologia da planta hospedeira e o ciclo de vida dos insetos galhadores (Yukawa 2000). Insetos indutores de galhas podem apresentar apenas um ciclo reprodutivo, durante sua vida, sendo conhecidos como univoltinos, no qual investem todos os recursos disponíveis uma única vez (Yukawa 2000). O sincronismo entre insetos galhadores com ciclo univoltinos e suas plantas hospedeiras, geralmente, é bem ajustado, uma vez que a reprodução e oviposição dos insetos se dão nos períodos de aparecimento de folhas e brotos nas plantas (Yukawa & Akimoto 2006). Insetos com ciclo bivoltinos (duas gerações por ano) e multivoltinos (múltiplas gerações por ano) apresentam um padrão menos acentuado (Yukawa 2000).

Apesar disso, a forma com que esses recursos estão distribuídos temporalmente pode depender de fatores como temperatura e precipitação, tornando assim alguns períodos do ano mais propícios para o desenvolvimento dos insetos galhadores do que outros (Araújo & Santos 2009). Entretanto, como os insetos galhadores são mais especializados, aparentemente eles são mais dependentes de fenômenos de sincronia com suas plantas hospedeiras, uma vez que, ocorrer ao mesmo tempo em que suas plantas, parece ser mais importante

para esses insetos do que as condições proporcionadas pela sazonalidade (Araújo 2013).

Plantas hospedeiras, de modo geral, suprem as galhas com substâncias de reserva, pois as galhas funcionam como um dreno para onde são direcionados os nutrientes (Formiga *et al.* 2009). Uma vez que as galhas são estabelecidas, elas formam uma cápsula que protege o indutor, implicando em perda de nutrientes para a planta (Hartley & Lawton 1992). Neste estudo, os autores mostraram que parte da reserva de nitrogênio da planta hospedeira foi transferida para o inseto indutor na galha. Essas manipulações fisiológicas, com aumento ou diminuição das substâncias nos tecidos das plantas, oferecem condições nutricionais favoráveis para os herbívoros e aumentam o seu *fitness* (Matsukura *et al.* 2012), já que as larvas dos insetos geralmente se alimentam desse tecido nutritivo que compõe as câmaras internamente (Rohfritsch 1992). Mesmo os caules das plantas hospedeiras, sendo mais pobres em nutrientes que as folhas e outras partes da planta, eles estão apropriadamente posicionados para que herbívoros estejam aptos a interceptar água e minerais dissolvidos e transportados pelo floema para as folhas (Dorchin *et al.* 2009). Este é o primeiro estudo experimental de indução de galhas caulinares em casa de vegetação, um ambiente controlado, desde a germinação das plantas hospedeiras até o processo final de desenvolvimento das galhas. Visto que a ação de herbívoros galhadores resulta em alterações químicas nos tecidos vegetais das plantas hospedeiras (Hartley 1998), hipotetizamos que as galhas atuam como dreno dos recursos nutricionais da planta hospedeira, para seu próprio benefício, modificando a alocação de recursos da planta.

## 2 Materiais e Métodos

### 2.1 Espécie de Planta Estudada

*Solanum lycocarpum* é uma planta arbustiva encontrada em áreas de pastagens, e são muito comuns em regiões de Cerrado. É conhecida, vulgarmente, por lobeira ou fruta-do-lobo, podendo atingir até cinco metros de altura (Oliveira-Filho & Oliveira 1988). Crescem e se desenvolvem em condições ambientais desfavoráveis, como terras ácidas e pobres em nutrientes, sendo capazes de suportar clima árido, seca prolongada e queimadas (Campos 1994). Apresenta floração durante todo o ano, embora em períodos chuvosos, o número de flores abertas e inflorescências aumentem consideravelmente (Oliveira-Filho & Oliveira 1988). Os frutos são produzidos durante todo o ano, sendo maior antes do final do período chuvoso (Oliveira-Junior *et al.* 2003). Apresentam numerosas sementes com alta porcentagem de germinação e rápida emergência (Vasconcelos 2009).

A espécie estudada é característica do Cerrado brasileiro, se desenvolve em condições consideradas estressantes (baixos nutrientes no solo e pouca água) e apresentam galhas caulinares muito comuns e de fácil visualização (Malves & Coelho 2015).



## 2.2 Inseto indutor de galhas em *S. lycocarpum*

Existem poucas espécies de besouros galhadores conhecidas e estes são encontrados, principalmente, na família Curculionidae (Fernandes & Carneiro 2009). O hábito de induzir galhas é, quase exclusivamente, encontrado nas superfamílias mais derivadas (Chrysomeloidea, Curculionoidea). Nesses grupos, as larvas tornaram-se mais sedentárias, com reduzida habilidade sensorial, locomotora e despigmentação do corpo (Korotyaev *et al.* 2005).

O indutor de galhas em *S. lycocarpum* é o inseto *Collabismus clitellae* Boheman, 1837 (Coleoptera: Curculionidae). Adultos de *C. clitellae* são mais abundantes entre outubro e dezembro, quando as fêmeas perfuram a epiderme do caule e depositam ovos, resultando em galhas multiloculares (Souza *et al.* 1998; Souza *et al.* 2001). O crescimento das galhas cessa em abril, mas as larvas do *C. clitellae* continuam a crescer e a se alimentar até empuparem, no período de maio a julho, e os adultos são observados dentro das galhas de julho a setembro. A maioria emerge em setembro e outubro, completando seu ciclo de vida em um ano (Souza *et al.* 1998; Souza *et al.* 2001).

As galhas induzidas por coleópteros podem ser reconhecidas por apresentarem câmaras amplas. Pode haver uma ou múltiplas câmaras, hospedando geralmente uma só larva por câmara (Korotyaev *et al.* 2005). As galhas de *S. lycocarpum* (Figura 1) são caulinares, multiloculares, marrons, glabras e globulosas (Malves & Frieiro-Costa 2012) e se tornam lenhosas durante o seu desenvolvimento.



Figura 1 – Galha de *Solanum lycocarpum*, induzida pelo coleóptero *Collabismus clitellae*.

### 2.3 Experimento em casa de vegetação

Conduzimos o experimento em casa de vegetação, no período de dois anos (janeiro de 2014 a dezembro de 2015). Para o desenvolvimento desses indivíduos de *S. lycocarpum* em casa de vegetação (Figura 2), coletamos, em janeiro de 2014, cinco frutos dessa espécie, todos de uma mesma planta em área de Cerrado. Separamos e selecionamos 160 sementes, que foram utilizadas no experimento, para o processo de germinação. Essas sementes foram plantadas em placas de isopor com substrato do tipo Vermiculita, um produto estéril, muito utilizado nos laboratórios de análise de sementes como substrato para o teste padrão de germinação, pois é um mineral formado por hidratação de certos minerais basálticos, com fórmula química  $(MgFe,Al)_3(Al,Si)_4O_{10}(OH)_2 \cdot 4H_2O$ . É

um substrato de fácil obtenção e apresenta uniformidade na composição química e granulométrica, porosidade, capacidade de retenção de água e baixa densidade (Martins *et al.* 2009, 2011).

As sementes foram mantidas em casa de vegetação. Após 40 dias, as sementes haviam germinado. Seleccionamos 60 mudas e as plantamos em vasos de 20 litros. Irrigamos as plantas diariamente e, em razão de seu rápido crescimento, transplantamos, em julho de 2014, essas mudas para vasos maiores (60 litros), colocados diretamente sobre o chão da casa de vegetação, para acompanhar o desenvolvimento. Todas as plantas cresceram sob as mesmas condições por 12 meses, até iniciarmos o processo de indução de galhas.



Figura 2 – Indivíduos de *Solanum lycocarpum* desenvolvidos na casa de vegetação.

Para o processo de indução de galhas nas plantas, em julho de 2015, coletamos em indivíduos de *S. lycocarpum* encontrados nas pastagens e áreas de Cerrado da região de Lavras/MG, Brasil, cerca de 100 galhas fechadas. Armazenamos essas galhas em potes de vidros, tampadas com tecido do tipo “voile”, até a saída natural dos adultos de *C. clitellae*. À medida que emergiam das galhas, coletamos os insetos e os liberamos dentro da casa de vegetação, junto às plantas que estavam se desenvolvendo, totalizando, de julho a agosto de 2015, 180 insetos liberados. Para investigar o processo de indução de galhas, observamos os primeiros indícios de indução nas plantas (escavações no caule para oviposição) (Figura 3), até o início de formação das galhas, seguindo o desenvolvimento das plantas hospedeiras.



Figura 3. Fêmea do coleóptero *Collabismus clitellae* e escavações no caule de *Solanum lycocarpum*.

## 2.4 Análise química foliar

Assim que as galhas começaram a se desenvolver, separamos 10 indivíduos com galhas e 10 indivíduos sem galhas para a realização da análise química foliar, totalizando 20 plantas. Separamos as folhas desses indivíduos em três grupos para as análises químicas: SG (folhas de plantas sem galhas), CGCG (folhas de plantas com galhas, de ramos em que houve a formação da galha) e CGSG (folhas de plantas com galhas, de ramos em que não houve a formação da galha) (Figura 4). Coletamos, então, 10 folhas de cada um desses grupos, SG, CGCG e CGSG, separadamente, totalizando 30 amostras para análise.

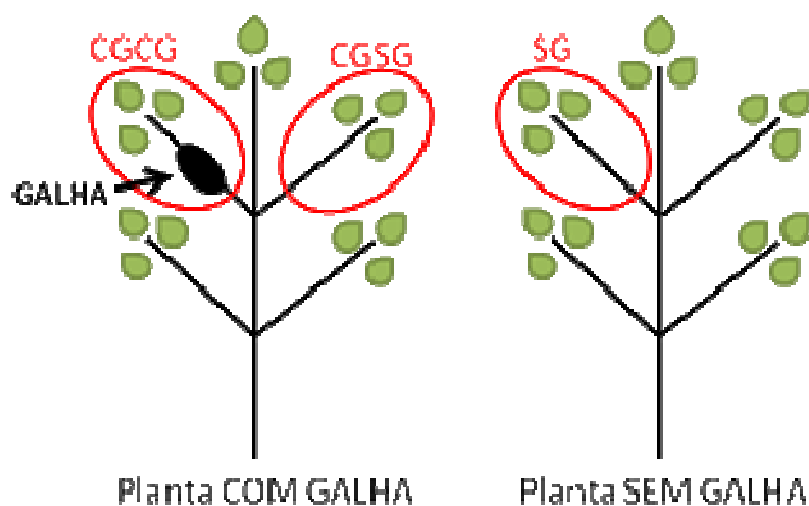


Figura 4 – Plantas com e sem galhas (SG - folhas de plantas sem galhas, CGCG - folhas de plantas com galhas, de ramos em que houve a formação da galha e CGSG - folhas de plantas com galhas, de ramos em que não houve a formação da galha).

As amostras foram levadas para laboratório especializado (Laboratório de análise química foliar da Universidade Federal de Lavras – UFLA), para a realização das características químicas. Foram determinadas as concentrações dos seguintes macronutrientes: N (nitrogênio), P (fósforo), K (potássio), Ca (cálcio), Mg (magnésio) e S (enxofre); e, micronutrientes: B (boro), Cu (cobre) e Zn (zinco). Essas concentrações foram medidas, seguindo o protocolo de Malavolta *et al.* (1997), para diagnósticos foliares, e passaram por quatro passos: descontaminação, secagem em estufa com circulação de ar a 70 °C, trituração e armazenamento. Subsequentemente, o conteúdo dos macro e micronutrientes nas amostras secas foi quantificado, utilizando percentagem (%) para os macronutrientes e parte por milhão (ppm) para os micronutrientes no total da biomassa vegetal.

## 2.5 Análise dos dados

Para as nove variáveis de nutrientes analisadas: N, P, K, Ca, Mg, S, B, Cu e Zn, verificamos quais eram as variáveis que estavam altamente correlacionadas, utilizando o coeficiente de Pearson (entre duas variáveis) e os respectivos valores de *P*. Para evitar redundância de informação no modelo, excluímos as variáveis correlacionadas. Essas análises foram realizadas com o software R (R Core Team 2016).

Testadas as normalidades das demais variáveis, performamos uma análise discriminante para testar se há diferenças químicas (SG, CGCG e CGSG) entre macro e micronutrientes nas folhas das plantas hospedeiras. Os macronutrientes têm, em geral, seus teores expressos em percentagem (%) e os micronutrientes em partes por milhão (ppm), todos na forma elementar. A matriz de classificação usada foi a de Jackknifed, para corrigir a sobrestimação do sucesso de classificação causados pelo uso do conjunto de dados, gerando

funções discriminantes e classificação dos dados. As variáveis das medidas das análises químicas das folhas das plantas foram incluídas nas análises como variáveis contínuas: N, P, Mg, Cu e Zn. Utilizamos ANOVAS fatoriais para comparar as médias dos grupos (SG, CGCG e CGSG) para cada variável química citada acima.

Para investigar se folhas de plantas com galhas, apresentaram mais nutrientes (macro e micronutrientes) que as folhas de plantas sem galhas, performamos ANOVAS fatoriais entre as variáveis independentes macro e micronutrientes: N, P, Mg, Cu e Zn, e as variáveis dependentes folhas de plantas sem galhas (SG), folhas de ramos sem galhas de plantas com galhas (CGSG) e folhas de ramos com galhas (CGCG).

### 3 Resultados

Encontramos valores das correlações elevados ( $> 0.6$ ) nas variáveis K, Ca, S e B e, visto que essas variáveis são auto correlacionadas, e foram excluídas da análise discriminante.

A análise química foliar mostrou diferenças significativas para as variáveis: %N, %P e ppm Cu (Tabela 1). Os grupos de plantas sem galhas (SG), plantas com galhas e ramos sem galhas (CGSG) e plantas com galhas e ramos com galhas (CGCG) foram distintos entre a %N e ppm Zn. O mesmo ocorreu entre ppm Cu e %Mg, como mostrado pela análise discriminante (Fig. 5), sendo maior a %N nas folhas das plantas e dos ramos que não continham galhas (0.52) assim como a ppm Zn (0.44) e %P (0.10) nessas folhas (Tabela 2). A estatística *F*, bem como o valor de *P*, foram baseados em Wilks' lambda, gerado pela análise discriminante. As altas correlações canônicas associadas com as duas primeiras funções (0.71 e 0.45) indicam que elas são apropriadas para discriminar entre o grupo de folhas de plantas sem galhas (SG) e os grupos de

folhas de plantas com galhas e ramos com e sem galhas (CGCG e CGSG). A primeira função (Fator I) explicou 80% da dispersão dos dados e separa a ppm Zn das folhas que apresentam maiores %N. A segunda função (Fator II) explicou apenas 20% da dispersão dos dados e combina a ppm Cu e de %Mg.

Tabela 1. Médias e desvios-padrão, bem como os valores do Teste F comparando-se às médias dos grupos para cada variável fatorial mostrada na Anova fatorial.

| Variáveis | Grupos        |               |               | Estatísticas |           |
|-----------|---------------|---------------|---------------|--------------|-----------|
|           | CGCG          | CGSG          | SG            | F - valores  | p-valores |
| <b>N</b>  | 3.207±0.829   | 3.872±0.654   | 4.100±0.775   | 3.515        | 0.04      |
| <b>P</b>  | 0.183±0.052   | 0.231±0.098   | 0.274±0.057   | 3.463        | 0.04      |
| <b>Mg</b> | 0.218±0.051   | 0.209±0.050   | 0.189±0.016   | 1.027        | 0.37      |
| <b>Cu</b> | 57.260±10.900 | 64.558±13.462 | 39.100±15.454 | 8.532        | <0.01     |
| <b>Zn</b> | 55.248±22.517 | 57.049±17.299 | 55.375±12.841 | 0.029        | 0.97      |



Tabela 2. Funções canônicas discriminantes – coeficientes estandarizados.

| Variáveis | Fatores      |               |
|-----------|--------------|---------------|
|           | I            | II            |
| <b>N</b>  | <b>0.527</b> | 0.582         |
| <b>P</b>  | 0.103        | 0.360         |
| <b>Mg</b> | -0.160       | <b>-0.303</b> |
| <b>Cu</b> | -0.966       | <b>0.589</b>  |
| <b>Zn</b> | <b>0.442</b> | -0.103        |

Os valores em negritos foram usados para interpretar cada função.

Wilks' lambda = 0.38; F = 2.54; d.f. = 10.42; p = 0.01.

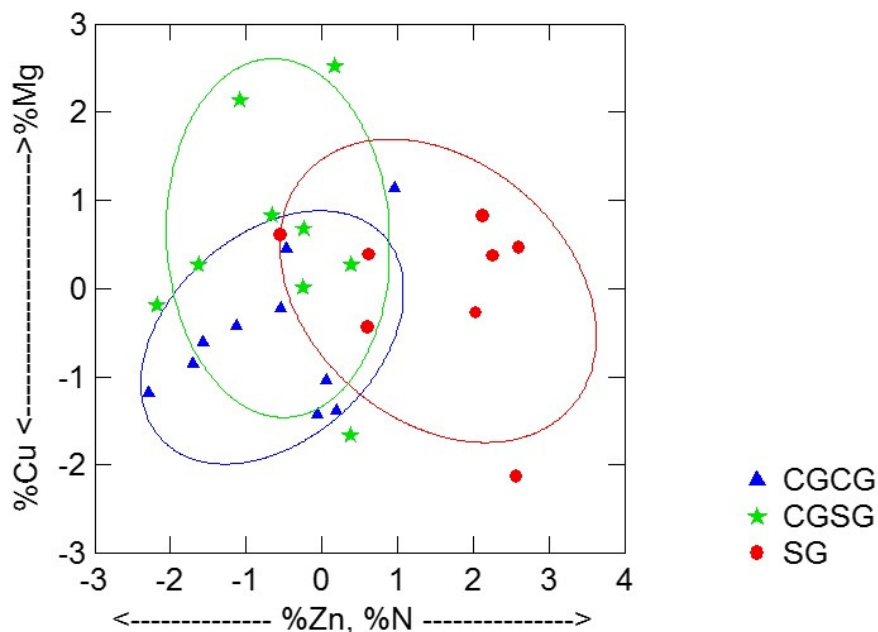


Figura 5 – Análise da função discriminante de nove variáveis (nutrientes) encontradas em três grupos de plantas, definidos por folhas de plantas com galhas (CGCG), folhas de ramos sem galhas de plantas com galhas (SGCG) e folhas de plantas sem galhas (SG) em indivíduos de *Solanum lycocarpum* (Solanaceae). Elipses de confiança (95%) foram desenhadas em torno dos centróides de cada grupo definido pela análise discriminante

Os resultados da matriz de classificação de Jackknife (Tabela 3) indicaram 50% de separação do grupo CGCG, 40% de separação do grupo CGSG e 63% de separação do grupo SG dos outros grupos. O grupo SG, representado pelas folhas de plantas que não são atacadas por herbívoros galhadores, é separado dos demais grupos. Os grupos CGCG, representados pelas folhas de plantas com galhas e ramos com galhas e CGSG, representado pelas folhas de plantas com galhas e ramos sem galhas, não se separam (Figura 5). Encontramos menor concentração de nitrogênio (%) nas folhas de plantas

com galhas e ramos com galhas (CGCG) ( $F = 3.51$ ;  $p = 0.04$ ;  $n = 28$ , Figura 6A) quando analisamos os três grupos de plantas.

Tabela 3. Classificação da matriz de Jackknifed dos grupos de presença e ausência de galhas, gerados a partir de duas funções discriminantes e percentuais de classificações corretas para cada grupo.

| <b>Grupos</b> | <b>CGCG</b> | <b>CGSG</b> | <b>SG</b> | <b>% concentrada</b> |
|---------------|-------------|-------------|-----------|----------------------|
| <b>CGCG</b>   | 5           | 3           | 2         | 50                   |
| <b>CGSG</b>   | 4           | 4           | 2         | 40                   |
| <b>SG</b>     | 1           | 2           | 5         | 63                   |
| <b>Total</b>  | 10          | 9           | 9         | 50                   |

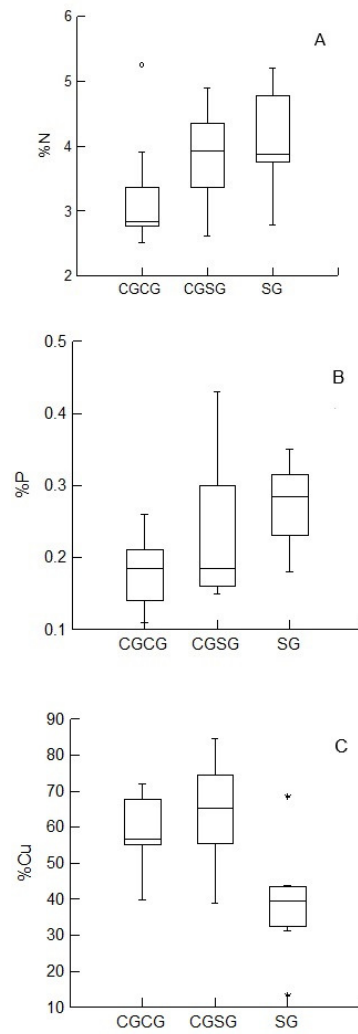


Figura 6 – Concentração de nutrientes em indivíduos de *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), nas folhas de ramos com galhas (CGCG); folhas de ramos sem galhas de plantas com galhas (CGSG) e folhas de plantas sem galhas (SG): (A) Nitrogênio (%), (B) Fósforo (%) e (C) Cobre (ppm).

A concentração de fósforo (%) foi menor nas folhas de plantas que apresentaram galhas (CGCG e SGCG), independente das folhas serem dos ramos com ou sem galhas, quando comparadas às plantas sem galhas (SG) ( $F = 3.46$ ;  $p = 0.04$ ;  $n = 28$ ; Figura 6B). O contrário aconteceu com a concentração de Cu (ppm), que foi menor nas folhas de plantas sem galhas (SG), independente das folhas serem dos ramos com ou sem galhas (CGCG e SGCG) ( $F = 8.53$ ;  $p < 0.01$ ;  $n = 28$ , Figura 6C).

#### 4 Discussão

Nosso estudo suporta a hipótese de que insetos indutores de galhas alteram a composição química nas folhas da planta hospedeira, pois a concentração de nitrogênio (%) nas folhas de *S. lycocarpum* foi a variável mais afetada pela formação de galhas. A porcentagem desse nutriente tornou-se menor nas plantas com galhas nos ramos onde as galhas estão localizadas (CGCG), comparadas às plantas com galhas nos ramos sem galhas (CGSG) e às plantas sem galhas (SG), assim como mostrado por Hartley (1998), que encontrou baixos níveis de nitrogênio em folhas próximas às galhas, quando comparado a tecidos sem galhas.

Apesar do nitrogênio, assim como o potássio serem os macronutrientes mais requeridos na fase inicial de desenvolvimento da planta (Rozane *et al.* 2007), o nitrogênio disponível é essencial para a sobrevivência das larvas dentro das galhas (Abrahamson & McCrea 1986; Kunkler *et al.* 2013). As galhas concentram os nutrientes da planta para a alimentação de seus indutores, além disso, tais recursos também são destinados à própria formação das mesmas (Oliveira & Isaias 2010, Oliveira *et al.* 2016).

De acordo com Marini-Filho & Fernandes (2012), galhas induzidas por insetos são importantes drenos de nutrientes de suas plantas hospedeiras. Após a

formação das galhas, ocorre a manipulação e transporte de nutrientes da planta hospedeira para as galhas (Weiner 2004; Weiner *et al.* 2009). Folhas com galhas de *Pemphigus spirothecae* (Pemphigidae), por exemplo, apresentaram maior concentração de nitrogênio do que as folhas de outras partes da planta (Kunkler *et al.* 2013), por serem galhas foliares e atuarem como dreno desse nutriente para o órgão em que estão localizadas.

Sabe-se que alterações morfológicas são detectadas em diversas espécies de plantas em função da indução de galhas, e são acompanhadas por mudanças fisiológicas, como o decréscimo da expansão celular, afetando o crescimento das plantas (Santos *et al.* 2016), além de mudanças químicas importantes para o estabelecimento e manutenção do sistema galhador-planta hospedeira (Formiga *et al.* 2009). A qualidade nutricional das plantas hospedeiras está relacionada à quantidade de macronutrientes disponíveis, principalmente o nitrogênio que favorece o rápido crescimento das plantas e aumenta o “fitness” do inseto (Ribeiro & Fernandes 2000).

Nossos resultados mostraram que o grupo SG é separado dos grupos CGCG e CGSG. Entretanto, não houve separação entre os grupos CGCG e CGSG. Galhas entomógenas são estruturas desenvolvidas pelas plantas em resposta ao desenvolvimento dos insetos indutores, nas quais geralmente é formado um tecido nutritivo em seu interior (Stone & Schonrogge 2003) e, segundo Bronner (1992), e Marini-Filho e Fernandes (2012), as células desse tecido geralmente apresentam acúmulo de substâncias nutritivas. Esses nutrientes, em especial, (P) fósforo e (K) potássio, assim como o (N) nitrogênio, são essenciais e os mais importantes na alimentação dos insetos (Cuevas-Reyes *et al.* 2011). Isso explica o fato da concentração de nitrogênio ter sido encontrada em menor concentração nas folhas analisadas. Possivelmente, foi realocada nas plantas hospedeiras e direcionada para a composição e formação da estrutura das galhas.

Os insetos indutores armazenam recursos dentro das galhas que proporcionam sua alimentação durante seu período de desenvolvimento (Oliveira & Isaias 2010). De fato, a condição nutricional das plantas pode afetar as diversas etapas de crescimento, fecundidade e sobrevivência dos insetos herbívoros (Washburn *et al.* 1987; Marini-Filho & Fernandes 2012), visto que, normalmente, uma realocação de nutrientes na planta, diminui a eficiência no seu desenvolvimento (Vasconcelos *et al.* 2009).

A simples presença de galhas, independente das folhas analisadas serem de ramos com (CGCG) ou sem (CGSG) galhas, afeta a alocação de nutrientes na planta hospedeira.

Nas folhas das plantas com galhas (CGCG e CGSG), a concentração (%) de fósforo (P) foi bem menor quando comparada à concentração encontrada nas folhas das plantas sem a formação de galhas (SG). Isso pode ser decorrente do fato de que, para o desenvolvimento dos insetos indutores dentro das galhas, partes dos nutrientes da planta são drenados e direcionados para a formação da câmara larval, ocorrendo então uma diminuição da concentração desses nutrientes nas outras partes da planta, quando comparadas às plantas onde não houve formação de galhas. O fósforo é um dos macronutrientes menos exigidos pelas plantas, e quando absorvido pelas células é rapidamente envolvido em processos metabólicos.

Não houve relação entre os nutrientes magnésio (Mg), e zinco (Zn) e a formação de galhas, visto que, especialmente o zinco, esteja particularmente envolvido na fase reprodutiva e de crescimento das plantas, não sendo realocados para a formação das galhas (Malavolta 2006).

Contrário à concentração de fósforo, a concentração de cobre (ppm) foi maior nas plantas com galhas (CGCG e CGSG), quando comparadas às plantas sem galhas (SG). É possível que esse nutriente, determine parte da atração dos insetos indutores para essas plantas, visto que a mobilidade, ou seja, o transporte

dos nutrientes das folhas para outros órgãos varia de elemento para elemento, sendo os mesmos classificados desde altamente móveis até imóveis (Faquin 2005), como no caso do cobre, que não é redistribuído na planta (Malavolta 1980). Uma vez que as galhas causam danos nas plantas, desde o início de sua formação (Vasconcelos *et al.* 2009), uma realocação desse nutriente para as folhas provavelmente não ocorre, e para a planta, isso possivelmente é uma forma de manter seu desenvolvimento, e, inclusive, prolongar sua sobrevivência (Vasconcelos *et al.* 2009).

Em conclusão, nossos resultados mostram que, os nutrientes que foram realocados para a formação das galhas, e têm a função de auxiliar no desenvolvimento e crescimento das larvas dentro das câmaras.

As galhas são formadas inteiramente a partir do tecido vegetal, mas a formação e manutenção delas são controladas pelo inseto indutor, representando, assim, um bom exemplo para o conceito dessa drenagem de nutrientes em função de seu desenvolvimento.

A presença do inseto *C. clitellae*, influencia a química da folha do hospedeiro, que, por sua vez, apresenta menor concentração de nitrogênio diretamente relacionada à presença das galhas.

O fósforo e o cobre mostraram uma relação inversa à presença dessas galhas, sendo que, as folhas das plantas sem galhas, apresentaram mais fósforo e menos cobre, do que as folhas das plantas que desenvolveram galhas.

Nossos resultados sugerem, dessa forma, que foram obtidos menores valores de nitrogênio e fósforo em folhas de plantas com galhas, em razão da necessidade dos insetos na utilização desses nutrientes.

Desse modo, a alta concentração desses nutrientes nas galhas favoreceria a sobrevivência dos insetos galhadores. Tal resposta, para a planta, pode ser demonstrada com as análises das plantas que não apresentaram galhas, que,



mesmo em condições iguais de desenvolvimento, apresentaram mais desses nutrientes em suas folhas.

Assim, mais estudos experimentais são necessários, da análise de nutrientes em plantas hospedeiras desenvolvidas sob mesmas condições ambientais, porém, não apenas após ocorrer a indução das galhas, mas também antes, para compreender melhor a realocação e drenagem dos nutrientes para a formação das galhas e os insetos indutores.

### **Agradecimentos**

Agradecemos a CAPES, pela bolsa de estudos concedida ao primeiro autor e ao Murilo Dantas de Miranda, pela ajuda com as análises estatísticas.

## Referências

Abrahamson W. G. & McCreckin D. (1986) Nutrient and biomass allocation in *Solidago altissima* stem gall insect-parasitoid guild food chain. *Oecologia* (Berlin) 68: 174-180.

Agrawal A. A. (2007) Macroevolution of plant defense strategies. *Trends Ecology Evolution* 22:103–109.

Araújo W. S. (2013) The importance of temporal factors to herbivore insect distribution in Neotropical systems. *Revista de Biologia* 10(1): 1-7

Araújo W. S. & Santos B. B. (2009) Efeitos da sazonalidade e do tamanho da planta hospedeira na abundância de galhas de Cecidomyiidae (Diptera) em *Piper arboreum* (Piperaceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 53(2): 300–303.

Borges J. C. (2006) Câncer em Plantas? Instituto Ciência Hoje on-line, Rio de Janeiro. Em:

<[http://www.cienciahoje.org.br/noticia/v/ler/id/4303/n/cancer\\_em\\_plantas](http://www.cienciahoje.org.br/noticia/v/ler/id/4303/n/cancer_em_plantas)>.

Acesso em 26 de novembro, 2016.

Bronner R. (1992) The role of nutritive cells in the nutrition of cynipids and Cecidomyiidae. In: Shorthouse J. D., Rohfritsch O. (eds) *Biology of insect induced galls*. Oxford University Press, New York, pp. 118–140.

Campos J. M. (1994) *O eterno plantio: um reencontro com a natureza*. Pensamento, São Paulo, pp. 250.

Carneiro M. A. C., Branco C. S. A., Braga C. E. D., Almada E. D., Costa M. B. M., Maia V. C. & Fernandes G. W. (2009) Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists? *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 365–378.

Conceição G. M., Silva E. R., Silva M. C. C., Silva R. P. & Castro L. M. R. (2013) Determinação de macronutrientes (N, P, K, CA, S, MG) nas espécies de Poaceae de uma área de Cerrado Maranhense. *Enciclopédia Biosfera*, Centro Científico Conhecer 9(17): 2013.

Cuevas-Reyes P., Oliveira-Ker F. T., Fernandes G. W. & Bustamante M. (2011) Abundance of gall-inducing insect species in sclerophyllous savanna: understanding the importance of soil fertility using an experimental approach. *Journal of Tropical Ecology* 27(06): 631-640.

Cuevas-Reyes P., Quesada M., Hanson P., Dirzo R. & Oyama K. (2004) Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92(4):707-716

Dorchin N., Scott E. R., Clarkin C. E., Luongo M. P., Jordan S. & Abrahamson W. G. (2009) Behavioural, ecological and genetic evidence confirm the occurrence of host-associated differentiation in goldenrod gall-midges. *Journal of Evolutionary Biology* 22(4): 729–739

Doust J. L. & Doust L. L. (1988) *Plant Reproductive Ecology*. New York, Oxford University Press 345 p

Ehrlich P. R. & Raven P. H. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586–608.

Faquin V.(2005) *Nutrição mineral de plantas*. Lavras, UFLA/FAEPE. 183p.

Fernandes G. W. & Carneiro M. A. A. (2009) *Bioecologia e nutrição de insetos – Base para o manejo integrado de pragas*. Capítulo 15 – Insetos galhadores. 597-640.

Formiga A. T., Gonçalves S. J. M. R., Soares G. L. G. & Isaias R. M. S. (2009) Relações entre o teor de fenóis totais e o ciclo das galhas de Cecidomyiidae em *Aspidosperma spruceanum* Müll. Arg. (Apocynaceae). *Acta Botânica Brasilica* 23:93-99

Giron D., Huguet E., Stone G. N. & Body M.(2016) Insect-induced effects on plants and possible effectors used by galling and leaf-mining insects to manipulate their host-plant. *Journal of Insect Physiological* 84:70-89

Gómez E. Z. S., Ferrieri R. A., Schueller M. & Orians C. M. (2010) Methyl jasmonate elicits rapid changes in carbon and nitrogen dynamics in tomato. *New Phytologist* 188:835–844

Grimaldi D. & Engel M. S. (2005) A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(25) 13678-13683

Hartley S.E. & Lawton J. H. (1992) Host-plant manipulation by gall-insects: a test of the nutrition hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 61:113–119

Hartley S. E. (1998) The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients secondary compounds controlled by the gall-former? *Oecologia* 113:492-501

Kettenring K. M., Weekley C. W. & Menges E. S.(2009) Herbivory delays flowering and reduces fecundity of *Liatris ohlingerae* (Asteraceae), an endangered, endemic plant of the Florida scrub. *Journal of the Torrey Botanical Society* 136(3): 350-362

Korotyaev B. A., Konstantinov A. S., Lingafelter S. W., Manelshtam M.Yu. & Volkovitsh M. G.(2005) Gallinducing Coleoptera. – In: A. Raman, C.W. Schaefer, & T.M. Withers (eds) *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*. Science Publishers, Inc., New Hampshire: 239–271.

Kunkler N. K., Brandl R. & Brändle M.(2013) Changes in Clonal Poplar Leaf Chemistry Caused by Stem Galls Alter Herbivory and Leaf Litter Decomposition.*Plos One*. 8(11): e79994

Malavolta E., Vitti G. C. &Oliveira A. S. (1997) Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. Potafós, 2 ed, Piracicaba pp 319

Malavolta E. (2006) *Manual de Nutrição Mineral de Plantas*. Ceres, 1 ed, Piracicaba, pp 631

Malves K. & Coelho F. F. (2015) Gall influence on flower production in *Solanum lycocarpum* (Solanaceae). *Pakistan Journal of Botany* 47(2):731-734

Malves K. & Frieiro-Costa F. A. (2012) List of Plants with Galls Induced by Insects from the UNILAVRAS/Boqueirão Biological Reserve, Ingaí, state of Minas Gerais, Brazil. *Check List* 8(3): 426-431

Marini-Filho O. J. & Fernandes G. W. (2012) Stem galls drain nutrients and decrease shoot performance in *Diplusodon orbicularis* (Lythraceae). *Arthropod-Plant Interactions* 6:121-128

Martins C. C., Bovi M. L. A. & Spiering S. H. (2009) Umedecimento do substrato na emergência e vigor de plântulas de pupunheira. *Revista Brasileira de Fruticultura* 31(1):224 - 230

Martins C. C., Machado C. G., Caldas I. G. R. & Vieira I. G. (2011) Vermiculita como substrato para o teste de germinação de sementes de barbatimão. *Ciência Florestal* 21(3):421-427

Oliveira-Filho A. T. & Oliveira L. C. A. (1988). *Biologia Floral de uma População de Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 11:23-32

Oliveira D. C., Isaias R. M. S., Fernandes G. W., Ferreira B. G., Carneiro R. G. S. & Fuzaro L. (2016) Manipulation of host plant cells and tissues by gall-inducing insects and adaptative strategies used by different feeding guilds. *Journal of Insect Physiology* 84: 103-113

Matsukura K., Matsumura M. & Tokuda M. (2012) Host feeding by an herbivore improves the performance of offspring. *Evolutionary Biology* 39(3): 341-347

Nyman T. & Julkunen-Titto R. (2000) Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. *Proceedings National Academic of Science* 97: 13184-13187

Oliveira D. C. & Isaias R. M. S. (2010) Cytological and histochemical gradients induced by a sucking insect in galls of *Aspidosperma austral* Arg. Muell (Apocynaceae). *Plant Science* 178:350–358

Oliveira D. C., Isaias R. M. S., Fernandes G. W., Ferreira B. G., Carneiro R. G. S. & Fuzaro L. (2016) Manipulation of host plant cells and tissues by gall-inducing insects and adaptive strategies used by different feeding guilds. *Journal of Insect Physiology* 84:103-113

Oliveira-Junior E. N. O., Santos C. D., Abreu C. M. P., Corrêa A. D. & Santos J. Z. L. (2003) Análise nutricional da fruta-de-lobo (*Solanum lycocarpum* St. Hil.) durante o amadurecimento. *Ciência e Agrotecnologia*. 27(4):846-851

R Core Team, R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: the R Foundation for Statistical Computing, 2016. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 03 fev. 2016.

Ribeiro K. T. & Fernandes G. W. (2000) Patterns of abundance of a narrow endemic species in a tropical and infertile habitat. *Plant Ecology* 147:205–218

Ribeiro S. P. & Fernandes G. W. (2000) Interações entre insetos e plantas no Cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. In: Martins RP, Lewinsohn TM e Barbeitos MS, editors. Ecologia e comportamento de insetos. Rio de Janeiro: Série, Oecologia Brasiliensis, 299-320.

Rohfritsch O. & Shorthouse J. D. (1982) Insect galls. In: Kahl G., Schell J. S. (Ed.). Molecular biology of plant tumors. New York: Academic 131-152

Rozane D. E., Prado R. M., Franco C. F. & Natale W. (2007) Eficiência de absorção, transporte e utilização de macronutrientes por porta-enxertos de caramboleira, cultivados em soluções nutritivas. Ciências e Agrotecnologia 31(4): 1020-1026

Santos J. C., Almeida-Cortez J. S. & Fernandes G. W. (2012) Gall-inducing insects from Atlantic Forest of Pernambuco, northeastern Brazil. Biota Neotropica 12(3):197-213

Santos J. C., Araujo N. A. V., Venâncio H., Andrade J. F., Alves-Silva E., Almeida W. R. & Carmo-Oliveira R. (2016) How detrimental are seed galls to their hosts? Plant performance, germination, developmental instability and tolerance to herbivory in *Inga laurina*, a leguminous tree. Plant Biology 18(6): 962-972

Souza A. L. T., Fernandes G. W., Figueira J. E. C. & Tanaka M. O. (1988) Natural History of a Gall-Inducing Weevil *Collabismus clitellae* (Coleoptera: Curculionidae) and Some Effects on its Host Plant *Solanum lycocarpum* (Solanaceae) in Southeastern Brazil. Annals of the Entomological Society of America 91(4):404-409



Souza A. L. T., Tanaka M. O., Fernandes G. W. & Figueira J. E. C. (2001) Host plant response and phenotypic plasticity of a galling weevil (*Collabismus clitellae*: Curculionidae). *Austral Ecology* 26:173-178

Stone G. N. & Schönrogge K. (2003) The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends Ecology and Evolution* 18:512-522

Thompson J. N. (1988) Coevolution and Alternative Hypotheses on Insect/Plant Interactions. *Ecology* 69(4):893-895

Thompson K. A. & Johnson M. T. J. (2016) Antiherbivore defenses alter natural selection on plant reproductive traits. *Evolution* 70(4): 796-810

Vasconcelos P. B., Paula C. L. & Vasconcelos H. L. (2009) Resposta Morfológica de *Solanum lycocarpum* aos Efeitos da Herbivoria e Estresse Hídrico. *Horizonte Científico* 3:4411

Washburn J. O., Grace J. K. & Frankie G. W. (1987) Population response of mesembryanthei and *Pulvinaria delotoi* (Homoptera: Coccidae) to nitrogen and water conditions of their host plant. *Environmental Entomology* 16:286-295

Weiner J. (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(4):207-215

Weiner J., Campbell L. G., Pino J. & Echarte L. (2009) The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology* 97:1220–1233

White T. C. R. (1984) The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63:90–105

Yukawa J. (2000) Synchronization of gallers with host plant phenology. *Population Ecology* 42: 105–113.

Yukawa J. & Akimoto K. (2006) Influence of synchronization between adult emergence and host plant phenology on the population density of *Pseudasphondylia neolitseae* (Diptera: Cecidomyiidae) inducing leaf galls on *Neolitsea sericea* (Lauraceae). *Population Ecology* 48: 13–21.

**ARTIGO 2**

**Tamanho da prole do inseto indutor de galhas *Collabismus clitellae*  
Boheman, 1837 (Coleoptera: Curculionidae) em *Solanum lycocarpum* St.  
Hil. (Solanaceae)**

Artigo estruturado nas normas da revista “Arthropod Plant Interactions”

**Tamanho da prole do inseto indutor de galhas *Collabismus clitellae*  
Boheman, 1837 (Coleoptera: Curculionidae) em *Solanum lycocarpum*  
St. Hil. (Solanaceae)**

Kira Malves<sup>1\*</sup>, Priscila Silva Lucas<sup>2</sup>, Flávia Freitas Coelho<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Laboratório de Ecologia Evolutiva de Plantas Herbáceas, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia, Universidade Federal de Lavras, Caixa-postal 3037, Cep.: 37200-000 Lavras, Minas Gerais, Brasil.*

<sup>2</sup> *Centro Brasileiro de Estudos em Ecologia de Estradas, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia, Universidade Federal de Lavras, Caixa-postal 3037, Cep.: 37200-000 Lavras, Minas Gerais, Brasil.*

*\*Autor para correspondência (e-mail: malves\_kira@yahoo.com.br)*

<sup>1</sup> *Endereço: Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Caixa-postal 3037, Cep.: 37200-000 Lavras, Minas Gerais, Brasil.*

**Resumo**

Comparações das variações entre atributos reprodutivos e investimento podem nos ajudar a entender como varia o número de indivíduos de prole de insetos desenvolvidos em galhas. O tamanho das galhas, medido pelo seu diâmetro (cm), desempenha papel importante na quantidade de descendentes de galhadores produzidos. Neste trabalho, avaliamos a relação entre o número e tamanho de galhas por planta, e concentração de nitrogênio nas folhas de ramos com e sem galhas com o número de insetos que emergiram e morreram delas. Em geral, o número de galhas desenvolvidas em indivíduos de *Solanum lycocarpum* afetou positivamente o número de insetos que emergiram, o número de insetos que morreram e o tamanho dessas galhas. Já o tamanho dessas galhas teve uma relação positiva apenas com o número de insetos que emergiram delas. Observamos também, a existência de relação negativa entre concentração de nitrogênio nas folhas da planta hospedeira e o número de insetos que emergiram das galhas. Esse resultado sugere que houve um direcionamento desse nutriente das folhas da planta hospedeira para o desenvolvimento dos insetos dentro das galhas, aumentando, dessa forma, suas chances de desenvolvimento e sobrevivência. Existe uma taxa de mortalidade natural desses insetos de aproximadamente dois indivíduos por galha, e dezenove seria o tamanho ideal da prole deixada pela fêmea.

**Palavras-chave:** Herbivoria; Insetos; Interação.

## 1 Introdução

Os traços de história de vida dos organismos, bem como o conjunto de características do ciclo de vida dos mesmos estão relacionados às estratégias que afetam sua reprodução e sobrevivência (Stearns 1992). A teoria clássica da história de vida se baseia em modelos de otimização que tentam explicar como a seleção natural atua sobre o fenótipo dos organismos de forma a alcançarem o sucesso reprodutivo (Stearns 2000). Uma história de vida é considerada ótima quando determinado fenótipo realiza a taxa mais alta de aumento no tamanho da população (Reznick 1985).

A teoria tem uma série de suposições como consequência da previsão de um tamanho ótimo de prole, que maximiza a aptidão dos progenitores em um determinado ambiente (Smith & Fretwell 1974, Jaenike 1978, Scheirs & Bruyn 2002). Dessa forma, o estudo da evolução da história de vida dos organismos se concentra, muitas vezes, nas diferentes combinações possíveis dos traços que afetam a aptidão desses organismos (Jaenike 1978, Stearns 1992).

Entender por que alguns traços reprodutivos variam, e como o investimento reprodutivo pode ser distribuído entre os descendentes a fim de otimizar o *trade-off* entre determinadas características dos organismos e número de descendentes deixados por eles, é uma das principais preocupações nos estudos da história de vida dos organismos (Stearns 2000). Assim, os *trade-offs* representam os custos do sucesso reprodutivo quando uma mudança benéfica em um traço está ligada a uma mudança prejudicial em outro (Stearns 1989, Albarracin & Stiling 2006). O compromisso de história de vida mais proeminente envolve o custo da reprodução e tem dois componentes principais, os custos pagos pela sobrevivência e os pagos na reprodução futura (Stearns 1989). Para entender a evolução da história de vida, é preciso finalmente

compreender a evolução dos processos fundamentais de reprodução, mortalidade, dispersão e crescimento (Tonnabel *et al.* 2014).

A hipótese da oviposição preferencial – performance da prole, citada por Jaenike (1978), prediz que uma fêmea de espécie de herbívoro irá ovipositar preferencialmente em uma determinada planta hospedeira, onde a prole dessa fêmea terá uma melhor performance e, assim, otimizar a sua própria aptidão (Scheirs 2002). Nessas condições, a aptidão reprodutiva de uma fêmea depende de decisões de oviposição que permitam à prole uma exploração ótima da sua planta hospedeira e que também proporcionem um máximo de proteção contra inimigos naturais (Freese 1996). O tamanho ideal da prole, de um modo geral é, muitas vezes, independente do recurso total a ser dividido entre a prole (Smith & Fretwell 1974, Albarracin & Stiling 2006). Esse tamanho ideal pode ser mais dependente do ambiente onde a prole se desenvolve e cresce, como ocorre com os insetos galhadores, onde o ambiente em que se desenvolvem quando estão na forma larval e adulta pode ser bastante diferente entre eles (Smith & Fretwell 1974).

A pressão de seleção para a oviposição ótima pode ser mais forte para insetos especialistas, os quais têm menos escolhas e menor fecundidade ao longo da vida do que os generalistas (Liu *et al.* 2012).

O papel relativo da oviposição ótima e das estratégias ótimas de forrageamento na evolução da especialização/generalização em insetos herbívoros poderia estar ligada à história de vida de insetos e aos traços comportamentais (Videla *et al.* 2012). A oviposição ideal pode ser também dominante em insetos com prole sedentárias, que não podem prever a qualidade futura das plantas hospedeiras (Scheirs & De Bruyn 2002), e que são restritos à alimentação dentro do recurso selecionado pelas fêmeas, como no caso de insetos galhadores, que investem a maior ou mesmo toda a parte do seu esforço reprodutivo em um único evento (Videla *et al.* 2012). Pode-se esperar, portanto,

que uma fêmea escolha preferencialmente um local onde o risco de competição seja o mais baixo possível para assegurar a sobrevivência mais alta para sua prole (Kohandani *et al.* 2017).

A principal força por trás das interações planta-inseto é o processo de desenvolvimento do hospedeiro, o que muda continuamente a qualidade do recurso, associado a aspectos comportamentais, fisiológicos e ecológicos dos herbívoros, de modo a alcançar o melhor conjunto de condições para a sua sobrevivência e reprodução (Fonseca *et al.* 2006). A indução de galhas na planta é considerada, uma das mais complexas associações entre insetos e plantas existentes no mundo natural (Shorthouse *et al.* 2005), e as mudanças químicas observadas na planta são, muitas vezes, reações de defesa e, mecanismos de adaptação que acabam por favorecer o estabelecimento do galhador nos tecidos vegetais (Oliveira *et al.* 2006).

A evolução do hábito de induzir galhas pode ser explicada pela ação de diferentes forças seletivas, como predação dos insetos indutores, ou fatores ambientais, como seca, falta de nutrientes ou estresse hídrico. O resultado final é a formação de um tecido rico em nutrientes que auxiliará o desenvolvimento de galhas, as quais terão estruturas externas e tamanho variável em resposta às pressões ambientais (Fernandes & Carneiro 2009).

Insetos fitófagos podem variar sua aptidão de desenvolvimento larval e, por essa razão, é possível uma expectativa quanto a um comportamento ótimo de oviposição (Jaenike 1978).

Insetos galhadores são herbívoros especializados e diversificados que redirecionam recursos da planta para induzir o crescimento do tecido nutritivo em que vão se desenvolver e se alimentar (Price *et al.* 1987, Marini-Filho & Fernandes 2012). A ação de herbívoros galhadores pode resultar em profundas alterações químicas nos tecidos das plantas hospedeiras (Hartley 1998, Giron *et al.* 2016) que podem favorecer o estabelecimento do inseto (Oliveira *et al.*



2006). Tanto alterações estruturais como químicas têm grande influência na manutenção do ciclo de vida dos galhadores. Ciclo este que se passa, parcial ou totalmente, dentro dos tecidos da planta, sendo o inseto responsável pela indução, e as plantas hospedeiras pela formação, desenvolvimento e manutenção dessas galhas (Oliveira *et al.* 2006).

Na maioria dos casos, insetos indutores de galhas têm vantagem sobre aqueles que não são indutores, uma vez que eles drenam os nutrientes das galhas, fazendo com que haja mais alimento para ele, quando comparado ao tecido equivalente sem a presença de galhas (Stone & Schonrogge 2003).

Dessa forma, as galhas funcionam como um dreno para onde são direcionados os nutrientes, sendo que as plantas hospedeiras, de modo geral, as suprem com substâncias de reserva (Formiga *et al.* 2009, Oliveira *et al.* 2016). Sendo assim, a utilização da planta como alimento pelo inseto indutor está baseada no conteúdo nutricional (White 1984, Ribeiro & Fernandes 2000) e na composição química que pode limitar o uso da planta pelo herbívoro.

Galhadores produzem sinais químicos responsáveis em drenar os nutrientes de diversas partes das plantas, para que sejam utilizados para alimentação dos insetos dentro das galhas (Hartley & Lawton 1992, Borges 2006, Oliveira *et al.* 2016). Pode haver, dessa forma, de acordo com a aptidão dos insetos e o sucesso reprodutivo das fêmeas, uma otimização que determina o tamanho da prole (Godfray *et al.* 1991). Esse sucesso reprodutivo pode ser medido pela taxa de sobrevivência de suas larvas, que é fortemente influenciada pelo tamanho das galhas (Stille 1984, László & Tóthmérész 2008). O tamanho das galhas desenvolvidas por insetos parece ser um importante traço de história de vida desses organismos (László & Tóthmérész 2006). Galhas maiores podem aumentar a aptidão dos seus indutores, visto que o número de ovos deixados aumenta de acordo com o tamanho da fêmea (László & Tóthmérész 2006).

O principal fator que influencia a sobrevivência das larvas nas galhas é a presença de parasitóides durante seu desenvolvimento (Weis *et al.* 1983), representando 99% do índice de mortalidade desses insetos (Abrahamson & Weis 1997). Outro fator que está diretamente relacionado à mortalidade dos insetos é o tamanho dessas galhas (Tabuchi & Amano 2004), onde as galhas maiores são consideradas também mais seguras e menos atacadas por parasitóides do que as menores (Stille 1984). Galhas classificadas como caulinares e multiloculares, apresentam câmaras de desenvolvimento dos insetos mais internas, que são mais difíceis de serem alcançadas por parasitóides (Ito & Hijii 2004). Em contrapartida, essas galhas maiores (Abrahamson & Weis 1997) podem dificultar a saída dos insetos quando adultos, diminuindo sua chance de sobrevivência (Kato & Hijii 1993). Esses mecanismos sugerem que pode haver uma relação entre o número de emergência dos insetos e o tamanho das galhas (László & Tóthmérész 2008).

A qualidade nutricional dos tecidos da planta hospedeira é fundamental para a alimentação dos insetos herbívoros (Cuevas-Reyes *et al.* 2004). O sucesso reprodutivo dos insetos galhadores, é também, dependente dos recursos disponíveis na planta hospedeira (Taiz & Zeiger 2006). Os nutrientes são necessários na vida das plantas, pois exercem funções específicas, fazem parte das moléculas essenciais e têm função estrutural. O nitrogênio (N) é considerado um dos mais importantes nutrientes assimilados (Strauss & Zangerl 2002), e está relacionado aos mais importantes processos fisiológicos que ocorrem nas plantas, como fotossíntese, respiração e crescimento (Malavolta 2006). A quantidade, principalmente, de nitrogênio disponível nas plantas pode beneficiar a aptidão do inseto (Ribeiro & Fernandes 2000), visto que atua nos processos metabólicos e na estrutura celular e dos herbívoros. Por isso, é considerado um elemento fundamental e limitante para o crescimento dos organismos, aumentando a sobrevivência, o crescimento e a reprodução destes (Mattson

1980). O desempenho da prole depende, em última instância, da fecundidade e sobrevivência para além da fase larvária, sendo que a qualidade nutricional de suas plantas hospedeiras não é necessariamente o fator final que equilibra a escolha das fêmeas na oviposição (Liu *et al.* 2012). Ao escolher um local ideal, a fêmea fornece para a sua prole condições ideais para eclodir, sobreviver e crescer (Kohandani *et al.* 2017).

A seleção natural prevê que fenótipos capazes de produzir maior número de descendentes logo se tornam mais frequentes numa população. Lack (1947) propôs a hipótese de otimização de ninhada. Segundo o autor, os tamanhos de ninhada observados na natureza seriam aqueles que produziram maior número de jovens deixando os ninhos. Com base neste estudo, buscamos também encontrar o tamanho ótimo da prole de insetos indutores de galhas, *Collabismus clitellae*, em indivíduos de *S. lycocarpum*, desenvolvidos em condições experimentais, sem a ação de quaisquer fatores externos, influenciando a mortalidade deles.

Assim, baseados na premissa de que os insetos galhadores drenam os nutrientes da planta (principalmente nitrogênio), testamos as hipóteses de que 1) o número de galhas desenvolvidas em cada indivíduo de *S. lycocarpum* influenciará negativamente o tamanho dessas galhas, o número de insetos que emergirão delas, e o número de insetos que morrerão dentro delas, pois essas serão maiores; 2) Galhas maiores afetarão positivamente o número de insetos que emergirão delas; 3) A concentração de nitrogênio (%) nas folhas de indivíduos de *S. lycocarpum* que desenvolverão galhas afetará negativamente o número de insetos que emergirão das mesmas.

## 2 Materiais e Métodos

### 2.1 Sistema de estudo

*Solanum lycocarpum*, vulgarmente conhecida por lobeira ou fruta-do-lobo, é encontrada em áreas de pastagens e são muito comuns em regiões de Cerrado. É uma planta arbustiva (Oliveira-Filho & Oliveira 1988) que cresce e se desenvolve em condições ambientais desfavoráveis, consideradas estressantes (baixo nutrientes do solo e pouca água), sendo capazes de suportar clima árido, seca prolongada e queimadas (Campos 1994). Apresenta floração (Oliveira-Filho & Oliveira 1988) e frutificação durante todo o ano, sendo maior um pouco antes do final do período chuvoso (Oliveira-Junior *et al.* 2003). Os frutos formam numerosas sementes com alta taxa de germinação e rápida emergência (Vasconcelos *et al.* 2009).

Galhas caulinares são comumente encontradas e são de fácil visualização (Malves e Coelho 2015). As galhas são multiloculares, marrons, glabras e globulosas (Malves & Frieiro-Costa 2012) e se tornam lenhosas durante seu desenvolvimento. O indutor é *Collabismus clitellae* Boheman, 1837 (Coleoptera: Curculionidae) que apresenta ciclo de desenvolvimento no período de um ano (Souza *et al.* 1998, Souza *et al.* 2001). Nos meses entre outubro a dezembro, as fêmeas adultas perfuram a epiderme do caule e depositam ovos, dando início ao processo de indução das galhas. Embora as fêmeas ataquem, preferencialmente, plantas pequenas (com altura de até um metro), o tamanho das galhas e o número de larvas por galha aumentam com o tamanho do ramo (Fernandes & Carneiro 2009). Em janeiro, inicia-se o processo de desenvolvimento das galhas e o crescimento cessa em abril, mas as larvas do *C. clitellae* (Figura 1) continuam a crescer e se alimentar até empuparem no período de maio a julho. A maioria dos insetos adultos é observada de julho a

setembro. Emergem nos meses seguintes, completando seu ciclo de vida (Souza *et al.* 1998, 2001).

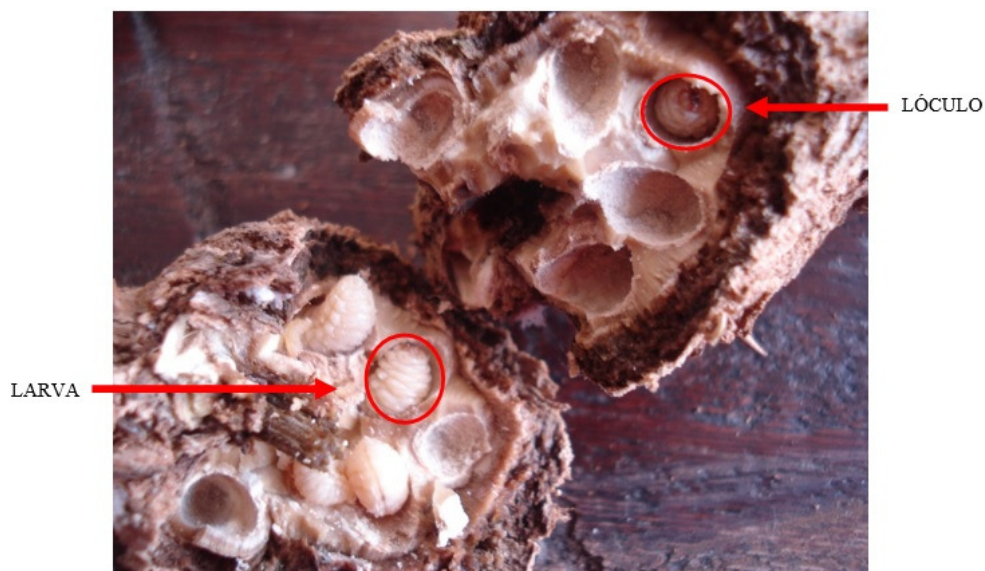


Figura 1 – Galha multilocular de *Solanum lycocarpum* aberta, mostrando os lóculos individualizados e larvas de *Collabismus clitellae*.

## 2.2 Amostragem e experimento em casa de vegetação

Conduzimos este experimento em casa de vegetação, no período de dois anos (janeiro de 2014 a dezembro de 2015). Para o desenvolvimento dos indivíduos de *S. lycocarpum*, coletamos, em janeiro de 2014, cinco frutos, todos de uma mesma planta em área de Cerrado. Separamos e selecionamos 160 sementes para o processo de germinação. Essas sementes foram plantadas em placas de isopor com substrato do tipo Vermiculita, um produto estéril. Utilizamos essa substância para o teste padrão de germinação. As sementes

foram mantidas em casa de vegetação. Após 40 dias, todas as sementes haviam germinado. Seleccionamos 60 mudas e as plantamos em vasos de 20 litros. Irrigamos as plantas diariamente e, em razão de seu rápido crescimento, transplantamos, em julho de 2014, essas mudas para vasos maiores (60 litros), os quais foram colocados diretamente sobre o chão da casa de vegetação, para acompanhar seu desenvolvimento. Todas as plantas cresceram sob as mesmas condições por 12 meses, até iniciarmos o processo de indução de galhas.

Em julho de 2015, coletamos em indivíduos de *S. lycocarpum* encontrados nas pastagens e áreas de Cerrado da região de Lavras/MG, cerca de 100 galhas fechadas. Armazenamos essas galhas em potes de vidros, tampadas com tecido do tipo “voile”, até a saída natural dos adultos de *C. clitellae*. À medida que os insetos saíam das galhas eram soltos dentro da casa de vegetação, junto às plantas, totalizando, de julho a agosto de 2015, 180 insetos liberados. Para investigar o processo de indução de galhas, observamos os primeiros indícios de indução nas plantas (escavações no caule para oviposição), até o início de formação das galhas, seguindo o desenvolvimento das plantas hospedeiras.

Desenvolvidas as galhas nos indivíduos de *S. lycocarpum*, medimos seu diâmetro (estipulado pelo valor da circunferência dessas galhas em centímetros) e definimos, dessa forma, como tamanho das galhas o valor do seu diâmetro em centímetros. Tomamos as medidas no mês de abril, característico pelo encerramento do crescimento das galhas nessa espécie (Souza *et al.* 1988), e refizemos as medidas nos meses seguintes (maio e junho), para a confirmação dos dados. Em seguida, montamos em cada uma das galhas, isoladamente, gaiolas confeccionadas com tecido do tipo “voile”, para a saída dos insetos de maneira natural. Registramos o número de todos os indivíduos que emergiram. Ao completar o período de 15 dias após a saída do último organismo, e sem que

houvesse saída de qualquer outro organismo, durante esse período, abrimos cada uma dessas galhas, para contar o número de lóculos e de insetos que morreram.

Em 20 indivíduos de *S. lycocarpum* houve formação de galhas induzidas experimentalmente. Desses 20 indivíduos, 44 galhas foram desenvolvidas, onde contamos o número total de insetos que emergiram delas e os que morreram. Coletamos 10 folhas, em 10 indivíduos diferentes de *S. lycocarpum* para proceder à análise química dessas folhas. As amostras foram levadas a laboratório especializado para quantificar a concentração do macronutriente N (nitrogênio). Essa concentração foi medida, seguindo o protocolo de Malavolta *et al.* (1997), para diagnósticos foliares.

### 2.3 Análise dos dados

Para os 20 indivíduos de *S. lycocarpum* que desenvolveram galhas, ajustamos modelos lineares generalizados (GLMs) com distribuição de Poisson para avaliar a relação entre o número de insetos que emergiram, o número de insetos que morreram e o número de galhas desenvolvidas em cada planta. Também ajustamos um GLM com distribuição Gaussiana entre o tamanho das galhas e o número de galhas desenvolvidas em cada indivíduo de *S. lycocarpum*.

Em relação às 44 galhas desenvolvidas, ajustamos os modelos lineares generalizados (GLMs) com distribuição de Poisson, para avaliar o papel do tamanho das galhas em indivíduos de *S. lycocarpum* no número de insetos que emergiram e no número de insetos que morreram (estes últimos usados como variável resposta).

Para as análises de concentração de nitrogênio nas folhas de indivíduos de *S. lycocarpum* que apresentaram galhas, também ajustamos modelos lineares generalizados (GLMs) com distribuição Gaussiana para avaliar o papel da concentração de nitrogênio (usada como variável resposta) no tamanho das

galhas, número de insetos que emergiram, número de insetos que morreram e número de galhas em cada planta.

Em todas as relações, ajustamos modelos lineares e quadráticos e usamos o Critério de Informação de Akaike (AIC) (Burnham & Anderson 2002), para selecionar o modelo que melhor explicou a relação entre as variáveis analisadas. Todas as análises foram realizadas com o software R (R Core Team 2016).

### **3 Resultados**

#### **3.1 Número de galhas por planta**

O número de galhas desenvolvidas em cada indivíduo de *S. lycocarpum* afetou positivamente o tamanho dessas galhas (Figura 2), o número de insetos que emergiram delas (Figura 3) e o número de insetos que morreram (Figura 4). A variação explicada foi de aproximadamente 87% (GLM:  $Z = 11.05$ ,  $P < 0.001$ ), 16% (GLM:  $Z = 2.50$ ,  $P = 0.01$ ) e 27% (GLM:  $Z = 3.02$ ,  $P = 0.001$ ) respectivamente. Os termos quadráticos produziram melhores estimativas em relação aos lineares apenas na relação entre número de insetos que emergiram e número de galhas por planta (Figura 3).



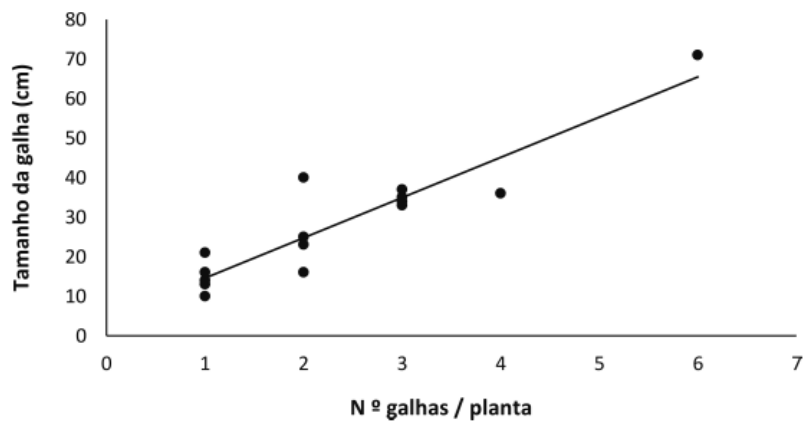


Figura 2 – Relação linear entre o tamanho da galha (cm) e o número de galhas por planta. O modelo linear é descrito por  $Y = 10,175x + 4,415$ ;  $R^2 = 0,87$ .

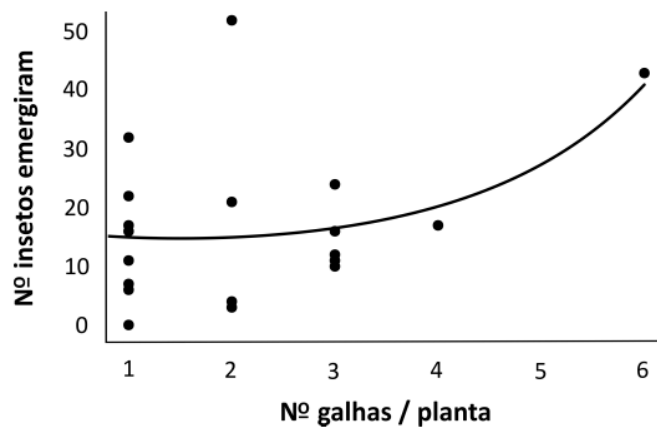


Figura 3 – Relação quadrática entre o número de insetos que emergiram e o número de galhas por planta. O modelo quadrático é descrito por  $Y = \exp(0,05x - 0,15 + 2,80^2)$ ;  $R^2 = 0,16$ .

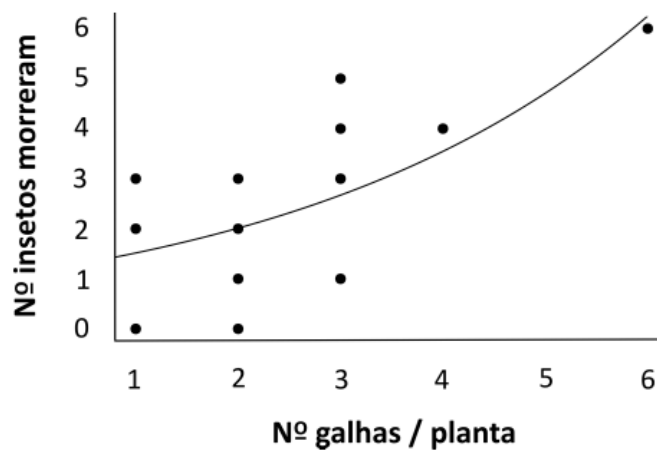


Figura 4 – Relação quadrática entre o número de insetos que morreram e o número de galhas por planta. O modelo quadrático é descrito por  $Y = \exp(0,28x + 0,13)$ ;  $R^2 = 0,27$ .

### 3.2 Tamanho das galhas

O tamanho das galhas em indivíduos de *S. lycocarpum* também afetou positivamente o número de insetos que emergiram delas (Figura 5). A variação explicada foi de aproximadamente 63% (GLM:  $Z = -4.71$ ,  $P < 0.001$ ). Em contraste, o tamanho dessas galhas não explicou a variação do número de insetos que morreram dentro delas ( $P > 0,05$ ). O termo quadrático no modelo produziu melhor estimativa do que modelo linear.

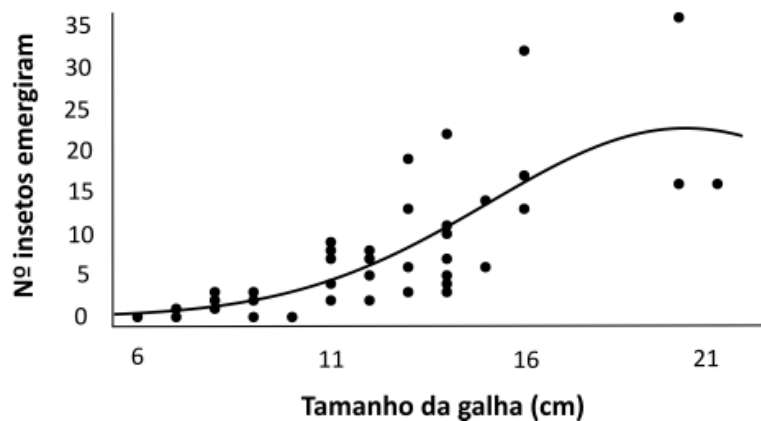


Figura 5: Relação quadrática entre o número de insetos que emergiram e o tamanho da galha. O modelo quadrático é descrito por  $Y = \exp(-0,01x^2 + 0,78x - 4,76^2)$ ;  $R^2 = 0,63$ .

### 3.3 Concentração de nitrogênio

A concentração de nitrogênio (%) nas folhas de indivíduos de *S. lycocarpum* que desenvolveram galhas afetou negativamente o número de insetos que emergiram das mesmas. A variação explicada foi de aproximadamente 59% (GLM:  $Z = 2.63$ ,  $P = 0.02$ ), e o modelo quadrático ajustou-se melhor a essa relação. Em contraste, a concentração do nitrogênio (%) não explicou a variação do tamanho das galhas, número de insetos que morreram e número de galhas por planta ( $P > 0,05$ ) (Tabela 1).

Tabela 1: Modelos lineares e quadráticos ajustados entre a concentração de nitrogênio (%) e as variáveis analisadas: tamanho da galha, nº de insetos que emergiram, nº de insetos que morreram e nº de galhas / planta em indivíduos de *Solanum lycocarpum*; a, b e c são as estimativas dos parâmetros. \*  $P < 0,05$ .

| Variáveis            | Modelo linear |       |                |       | Modelo quadrático |       |       |                |       |      |  |
|----------------------|---------------|-------|----------------|-------|-------------------|-------|-------|----------------|-------|------|--|
|                      | a             | b     | R <sup>2</sup> | AIC   | a                 | b     | c     | R <sup>2</sup> | AIC   | ΔAIC |  |
| Tamanho da galha     | 3.84          | -0.02 | 0.28           | 26.28 | 4.93              | -0.10 | 0.000 | 0.43           | 26.00 | 0.28 |  |
| Nº insetos emergiram | 4.08          | -0,04 | 0.47*          | 23.82 | 4.80              | -0,13 | 0.001 | 0.59*          | 21.70 | 2.12 |  |
| Nº insetos morreram  | 3.74          | -0,26 | 0.39           | 24.55 | 4.00              | -0,68 | 0.076 | 0.53           | 24.11 | 0.44 |  |
| Nº galhas / planta   | 3.78          | -0,26 | 0.28           | 26.23 | 4.45              | -0.90 | 0.099 | 0.37           | 26.90 | 0.67 |  |

### 3.4 Tamanho ótimo da prole

Nos vinte indivíduos de *S. lycocarpum* que, desenvolveram-se galhas, tivemos um total de 44 galhas formadas com 386 insetos desenvolvidos nelas. Encontramos uma relação de duas galhas por indivíduo, com o diâmetro medindo aproximadamente 26 centímetros. Em média, ocorreram 19 insetos em cada galha, sendo que destas, emergem 17 insetos e dois morrem em cada uma das galhas (Tabela 2). Esse resultado mostra que independente da ação de parasitóides, ocorre uma morte natural de dois insetos, em média, por galha.

Tabela 2: Relação da formação de galhas e insetos em cada indivíduo de *Solanum lycocarpum*, onde: NG = nº de galhas por indivíduo; TG = tamanho das galhas medido pelo seu diâmetro (cm); NI = nº total de insetos; NIE = nº de insetos que emergiram; NIM = nº de insetos que morreram.

| <b>Indivíduo</b> | <b>NG</b>  | <b>TG</b>   | <b>NI</b>   | <b>NIE</b> | <b>NIM</b> |
|------------------|------------|-------------|-------------|------------|------------|
| 1                | 1          | 21          | 19          | 16         | 3          |
| 2                | 1          | 13          | 8           | 6          | 2          |
| 3                | 4          | 36          | 21          | 17         | 4          |
| 4                | 6          | 71          | 49          | 43         | 6          |
| 5                | 2          | 25          | 23          | 21         | 2          |
| 6                | 1          | 16          | 35          | 32         | 3          |
| 7                | 3          | 37          | 14          | 11         | 3          |
| 8                | 3          | 33          | 16          | 12         | 4          |
| 9                | 3          | 34          | 17          | 16         | 1          |
| 10               | 3          | 35          | 21          | 16         | 5          |
| 11               | 1          | 16          | 20          | 17         | 3          |
| 12               | 2          | 16          | 3           | 3          | 0          |
| 13               | 3          | 34          | 13          | 10         | 3          |
| 14               | 2          | 40          | 55          | 52         | 3          |
| 15               | 1          | 14          | 11          | 11         | 0          |
| 16               | 1          | 10          | 2           | 0          | 2          |
| 17               | 3          | 34          | 25          | 24         | 1          |
| 18               | 2          | 23          | 5           | 4          | 1          |
| 19               | 1          | 14          | 7           | 7          | 0          |
| 20               | 1          | 14          | 22          | 22         | 0          |
| <b>Total</b>     | <b>44</b>  | <b>536</b>  | <b>386</b>  | <b>340</b> | <b>46</b>  |
| <b>Média</b>     | <b>2,2</b> | <b>26,8</b> | <b>19,3</b> | <b>17</b>  | <b>2,3</b> |

## 4 Discussão

### 4.1 Número de galhas por planta

Nossos resultados mostraram que existe relação positiva entre o número de galhas desenvolvidas em cada planta e o tamanho da galha, número de insetos que emergiram e número de insetos que morreram. Encontramos uma relação linear entre o número de galhas por planta e o tamanho dessas galhas, além do número de insetos que morreram das mesmas, indicando que quanto mais galhas se formarem nas plantas hospedeiras, maior será o tamanho total dessas galhas (soma do diâmetro de todas as galhas em cada planta) e também o número de insetos mortos nessas galhas. Assim, o tamanho total das galhas por planta aumenta de acordo com a quantidade de galhas que é desenvolvida em cada planta hospedeira, visto que o tamanho dessas galhas aumenta conforme o número de insetos dentro delas.

Da mesma forma, quanto mais galhas se formarem, maior será o número de insetos que se desenvolvem nelas e, conseqüentemente, maior será o número de insetos mortos. As fêmeas indutoras de galhas nessa espécie depositam seus ovos uma única vez na planta hospedeira, assim, mesmo na ausência de parasitóides, haverá mortes naturais que podem ser decorrentes do menor desenvolvimento de um inseto em relação a outro, pela competição por espaço ou quantidade de recursos disponíveis que chegam nas galhas para o desenvolvimento dos insetos. Analisando o número de insetos que emergiram em relação ao número de galhas de cada indivíduo, encontramos uma relação positiva, embora quadrática. Isso foi explicado pelo fato de que até um número aproximado de três galhas em cada indivíduo de *S. lycocarpum*, o número de insetos que emergem é semelhante. Quando encontramos mais de três galhas nessas plantas, esse número de insetos foi aumentando conforme a quantidade

dessas galhas, visto que, provavelmente, haja um número ótimo de indivíduos que consigam se desenvolver e emergir de cada uma dessas galhas, o número total desses insetos nas plantas hospedeiras será proporcional ao número de galhas formadas em cada uma delas.

#### **4.2 Tamanho das galhas**

Analisando cada galha, individualmente, nossos resultados mostraram que o tamanho delas está relacionado positivamente com o número de insetos que emergiram. Na teoria da história de vida, o tamanho da galha é geralmente considerado como resultado do *trade-off* entre os interesses nos sucessos reprodutivos dos pais e seus descendentes (Freese 1996). Embora possamos concluir que quanto maior o tamanho das galhas, mais insetos consigam se desenvolver e emergir das mesmas, em determinado momento, independente do tamanho da galha, o número de saída desses insetos se estabiliza. Isso sugere que pode haver fatores que limitem o número de insetos que emergem das galhas, como a competição das larvas dentro desses lóculos, por espaço e/ou nutrientes para seu desenvolvimento. Das galhas, com diâmetro maior que vinte centímetros, não emergiram mais insetos. De fato, esse número tendeu a diminuir, corroborando a hipótese de que galhas maiores apresentam mais camadas celulares que dificultam a saída dos insetos. Assim, ocorre uma seleção estabilizadora favorecendo a formação de galhas de tamanho intermediário (Fernandes & Carneiro 2009).

Não houve relação entre o tamanho das galhas e a mortalidade de insetos, como descrito por László e Tóthmérész (2008). O esperado era de que quanto maior fossem as galhas, mais difícil seria para os insetos localizados em lóculos mais internos emergirem delas, aumentando, dessa forma, a mortalidade desses insetos. Embora as galhas multiloculares, assim como as de *S.*

*lycocarpum*, apresentem lóculos mais internos (Abrahamson & Weis 1997) o que dificultaria a emergência de alguns insetos (Kato & Hijii 1993), observamos que o número de orifícios de saída dos insetos não é indicativo do número de galhadores que emergiram. Muitos insetos que se desenvolveram em câmaras mais internas dessas galhas, aproveitaram o orifício de saída feito pelos insetos que emergiram e estavam em câmaras mais superficiais, descartando, dessa forma, essa hipótese para os insetos indutores de galhas em *S. lycocarpum*.

### 4.3 Concentração de nitrogênio

Plantas hospedeiras com maior concentração de nitrogênio apresentam maior abundância de galhas induzidas (Albarrancim & Stiling 2006). Stilling e Moon (2005) mostraram que o nitrogênio exerce um efeito positivo e significativo sobre a densidade de herbívoros, tamanho das galhas e sucesso na emergência. Os insetos investem tempo e energia na seleção de micro-habitats e sítios de oviposição, e esse fato, particularmente para insetos galhadores, determina a sobrevivência da prole que, durante seu processo de desenvolvimento, permanece confinada aos limites da galha (Fernandes 1990, Price 1991). Nesse sentido, a qualidade nutricional dos tecidos da planta hospedeira, representados principalmente pela quantidade de nitrogênio livre é fundamental para insetos galhadores (Cuevas-Reyes *et al.* 2003), onde a sobrevivência das suas larvas depende da oviposição da fêmea em tecido adequado da planta hospedeira (Abrahamson & Weis 1987).

Nossos resultados mostraram que a porcentagem de nitrogênio foi menor nas folhas em que houve maior número de insetos que emergiram. Isso sugere que ocorre uma drenagem desse nutriente dos ramos em que as galhas são encontradas para a formação das galhas e sobrevivência desses insetos dentro delas. De fato, galhas induzidas por insetos são importantes sumidouros



de nutrientes em suas plantas hospedeiras (Marini-Filho & Fernandes 2012) por utilizarem os recursos da planta para sua alimentação (Oliveira & Isaias 2010). Após a formação das galhas, ocorre manipulação e transporte de nutrientes da planta hospedeira para o desenvolvimento desses insetos nas galhas (Weiner 2004; Weiner *et al.* 2009). Isso permite que os indivíduos de *C. clitellae*, encontrem nas galhas de *S. lycocarpum* melhores condições para seu estabelecimento, desenvolvimeto, e que com isso, tenham alimento disponível durante todas as etapas do seu ciclo de vida. Stiling e Moon (2005), por exemplo, verificaram que o nitrogênio exerce um efeito significativamente positivo sobre as galhas estudadas em *Borrchia frutescens*, visto que os autores reduziram o ataque por parasitóides e forneceram nitrogênio para a planta, aumentando, dessa forma, a abundância, tamanho, número de câmaras e eclosões dos seus insetos indutores.

Não encontramos, entretanto, relação entre o tamanho das galhas, número de insetos que morreram, número de galhas por indivíduo e a concentração do nitrogênio nas folhas de *S. lycocarpum*, embora seja conhecido que parte dos recursos das plantas hospedeiras sejam destinados à própria formação das galhas (Oliveira & Isaias 2010). Os resultados indicaram que a sobrevivência dos insetos nas galhas, resultou em uma média de emergência quando o tamanho das galhas foi de aproximadamente vinte centímetros, não sendo necessário haver maior investimento em tamanho de galha, pois a energia gasta no processo não aumentaria o número de sobrevivência dos insetos. Da mesma forma, houve direcionamento do nitrogênio da planta para os insetos, contribuindo para o sucesso reprodutivo das fêmeas indutoras de galhas em *S. lycocarpum*. Segundo Bronner (1992) e Marini-Filho e Fernandes (2012), as células do tecido que formam a estrutura das galhas, geralmente apresentam acúmulo de substâncias nutritivas, em especial, (P) fósforo, (K) potássio e (N) nitrogênio, que são essenciais e os mais importantes na alimentação dos insetos

(Cuevas-Reyes *et al.* 2011). Isso explicaria o fato do nitrogênio ter sido encontrado em menor concentração nas folhas analisadas, quando comparamos o número de insetos que saíram das galhas nessas plantas. Possivelmente, pelo nitrogênio ter sido realocado da planta hospedeira e direcionado para a formação e desenvolvimento desses insetos, garantindo melhores condições de sobrevivência para eles (Mattson 1980).

#### **4.4 Tamanho ótimo da prole**

Nosso estudo sobre o tamanho da prole deixada pelo inseto indutor de galhas *C. clitellae*, em suas plantas hospedeiras, fornece novas informações a respeito da variação na oviposição, número de morte e descendentes que são desenvolvidos nas galhas. Nós também encontramos que o tamanho da galha está relacionado com número de insetos que emergem delas, e, dos 19 insetos formados em cada galha, encontramos uma mortalidade média de dois insetos por galha, independente da ação de parasitóides, que é a principal causa de mortalidade das larvas e pupas dos insetos galhadores.

Alguns estudos relacionados ao tamanho da prole de insetos galhadores (Freese & Zwiilfer 1996, Lazlo & Tóthmérész 2008), analisaram a relação entre o tamanho das galhas desenvolvidas e o sucesso reprodutivo das fêmeas, mas não encontramos na literatura, dados sobre o número de insetos que desenvolvem e conseguem emergir das galhas.

Dessa forma, em razão da mortalidade natural dos insetos nas galhas, a qual pode ocorrer por má formação ou desenvolvimento das larvas, competição por espaço (lóculos), fatores nutricionais das plantas hospedeiras, sugerimos que o tamanho ótimo da prole de *C. clitellae* deva ser um número médio maior que 17. Uma vez que as fêmeas dessa espécie têm ciclo de vida univoltino, esse comportamento de oviposição é, portanto, o resultado entre o custo de apenas

uma reprodução, ao deixar o número suficiente de ovos, e o benefício que, provavelmente, está associado às condições da qualidade da planta hospedeira em garantir boas condições de desenvolvimento para essa prole. Por isso, o comportamento da fêmea na escolha da planta hospedeira certamente irá influenciar a sobrevivência de sua prole.

A colocação de uma grande quantidade de ovos por fêmea de uma só vez em sua planta hospedeira levanta várias questões sobre a natureza adaptativa desse comportamento. Tendo em vista a baixa mobilidade das larvas, elas entrarão em competição no local por serem formadas em lóculos individualizados e, nesse caso, com todo o recurso destinado à formação das galhas disponíveis para sua alimentação. Assim, é plausível argumentar que o comportamento da fêmea, pode influenciar a sobrevivência de sua prole, com a escolha da planta hospedeira.

De acordo com Lack (1947), o tamanho ótimo de uma prole em seu ambiente natural, seria aquele que deixa o maior número de descendentes. Visto que existe uma taxa de mortalidade natural desses insetos que pode ocorrer por má formação ou desenvolvimento das larvas, competição por espaço (lóculos) e/ou fatores nutricionais das plantas hospedeiras, o número médio que encontramos, de 19 ovos por galhas, seria o tamanho ótimo da prole das fêmeas de *C. clitellae* em galhas em *S. lycocarpum* e, toda a energia gasta na reprodução desses insetos, poderia ser investida apenas nessas oviposições por galha.

Os números de insetos que emergem e o tamanho das galhas podem variar, em decorrência da disposição de recursos das plantas, sendo assim uma fonte limitante para esse desenvolvimento. Em galhas com altas densidades de larvas de insetos, a quantidade de recursos direcionados para cada indivíduo seria menor ou de menor qualidade e o desenvolvimento poderia ser comprometido. Se o tamanho da galha reduz a qualidade do habitat para a prole e afeta a sua sobrevivência, pode, então, haver um tamanho ótimo dessa prole de

insetos que emergem, sendo desnecessário, para as fêmeas, gastar energia aumentando o número de oviposições. Em resumo, nosso estudo mostra como as interações entre atributos morfológicos e reprodutivos adicionam variações complexas no número de insetos que sobrevivem, tamanho das galhas e, até que ponto o número de ovos é otimizado ou não em diferentes tamanhos de galhas.

### **Agradecimentos**

Agradecemos a CAPES, pela bolsa de estudos concedida ao primeiro autor.

## Referências

Abrahamson WG, Weis AE (1997) Evolutionary ecology across three trophic levels: goldenrods, gall makers and natural enemies. New Jersey: Princeton University 456 p.

Albarracin MT, Stiling P (2006) Bottom-up and top-down effects on insect herbivores do not vary among sites of different salinity. *Ecology* 87(10): 2673–2679

Borges JC (2006) Câncer em Plantas?. Instituto Ciência Hoje on-line, Rio de Janeiro. Em: <[http://www.cienciahoje.org.br/noticia/v/ler/id/4303/n/cancer\\_em\\_plantas](http://www.cienciahoje.org.br/noticia/v/ler/id/4303/n/cancer_em_plantas)>. Acesso em 26 de novembro, 2016.

Bronner R (1992) The role of nutritive cells in the nutrition of cynipids and Cecidomyidae. In: Shorthouse JD, Rohfritsch O (eds) *Biology of insect induced galls*. Oxford University Press, New York, pp 118–140

Burnham KP, Anderson DR. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag.

Campos JM (1994) *O eterno plantio: um reencontro com a natureza*. Pensamento, São Paulo, pp 250

Cuevas-Reyes P, Oliveira-Ker FT, Fernandes GW, Bustamante M (2011) Abundance of gall-inducing insect species in sclerophyllous savanna: understanding the importance of soil fertility using an experimental approach. *Journal of Tropical Ecology* 27(06):631-640

Cuevas-Reyes P, Siebe C, Martínez-Ramos M, Oyama K (2003) Species richness of gall-forming insects in a tropical rain forest: correlations with plant diversity and soil fertility. *Biodiversity & Conservation* 12(3): 411–422

Cuevas-Reyes P, Quesada M, Hanson P, Dirzo R, Oyama K (2004) Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92(4):707-716

Fernandes GW (1990) Hypersensitivity: a neglected plant resistance mechanism against insect herbivores. *Environmental Entomology* 19:1173-1182

Fernandes GW, Carneiro MAA (2009) Bioecologia e nutrição de insetos – Base para o manejo integrado de pragas. Capítulo 15 – Insetos galhadores. 597-640.

Fonseca CR, Fleck T, Fernandes GW (2006) Processes driving ontogenetic succession of galls in canopy tree. *Biotropica* 38: 514 - 521.

Formiga AT, Gonçalves SJMR, Soares GLG, Isaias RMS (2009) Relações entre o teor de fenóis totais e o ciclo das galhas de Cecidomyiidae em *Aspidosperma spruceanum* Müll. Arg. (Apocynaceae). Acta Botânica Brasilica 23:93-99

Freese G, Zwiilfer H (1996) The problem of optimal clutch size in a tritrophic system: the oviposition strategy of the thistle gallfly *Llrophora cardui* (Diptera, Tephritidae). Oecologia 108: 293-302

Giron D, Huguet E, Stone GN, Body M (2016) Insect-induced effects on plants and possible effectors used by galling and leaf-mining insects to manipulate their host-plant. Journal of Insect Physiological 84:70-89

Godfrey HCJ, Partridge L, Harvey PH (1991) Clutch size. Annual Review Ecology Systematics 22:409-429

Hartley SE, Lawton JH (1992) Host-plant manipulation by gall-insects: a test of the nutrition hypothesis. Journal of Animal Ecology 61:113–119

Hartley SE (1998) The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients secondary compounds controlled by the gall-former? Oecologia 113:492-501

Ito M, Hijii N (2004) Roles of gall morphology in determining potential fecundity and avoidance of parasitoid attack in *Aphelonyx glanduliferae*. Journal of Forest Research 9: 93–100

Jaenike J (1978) On optimal oviposition behaviour in phytophagous insects. Theoretical Population Biology 14:350–356

Kato K, Hijii N (1993) Optimal clutch size of the chestnut gall-wasp, *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera: Cynipidae). Researches on Population Ecology 35: 1–14

Kohandani F, Jean Le Goff G, Hance T (2017). Does insect mother know under what conditions it will make their offspring live? Insect Science 24: 141–149

Lack D (1947) The significance of clutch size. Ibis 90: 25-45

László Z, Tóthmérész B (2006) Inquiline effects on amultilocular gall community. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 52(4): 373–383

László Z, Tóthmérész B (2008) Optimal clutch size of the gall wasp *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae). Entomologica Fennica 19: 168-175



Liu Z, Scheirs J, Heckel DG (2012) Trade-offs of host use between generalist and specialist *Helicoverpa* sibling species: adult oviposition and larval performance. *Oecologia* 168:459–469

Maia VC, Fernandes GW (2004) Insect galls from Serra de São José (Tiradentes, MG, Brazil). *Brazilian Journal of Biology*. 3(64):423-445

Malavolta E, Vitti GC, Oliveira AS (1997) Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. Potafós, 2 ed, Piracicaba pp 319

Malavolta E (2006) Manual de Nutrição Mineral de Plantas. Ceres, 1 ed, Piracicaba, pp 631

Malves K, Coelho FF (2015) Gall influence on flower production in *Solanum lycocarpum* (Solanaceae). *Pakistan Journal of Botany* 47(2):731-734

Malves K, Frieiro-Costa FA (2012) List of Plants with Galls Induced by Insects from the UNILAVRAS/Boqueirão Biological Reserve, Ingaí, state of Minas Gerais, Brazil. *Check List* 8(3): 426-431

Marini-Filho OJ, Fernandes GW (2012) Stem galls drain nutrients and decrease shoot performance in *Diplusodon orbicularis* (Lythraceae). *Arthropod-Plant Interactions* 6:121–128

Mattson Jr WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 119-161

Oliveira-Filho AT, Oliveira LCA (1988). Biologia Floral de uma População de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) em Lavras, MG. Revista Brasileira de Botânica 11:23-32

Oliveira DC, Isaias RMS (2010) Cytological and histochemical gradients induced by a sucking insect in galls of *Aspidosperma australe* Arg. Muell (Apocynaceae). Plant Science 178:350–358

Oliveira DC, Isaias RMS, Fernandes GW, Ferreira BG, Carneiro RGS, Fuzaro L (2016) Manipulation of host plant cells and tissues by gall-inducing insects and adaptive strategies used by different feeding guilds. Journal of Insect Physiology 84:103-113

Oliveira-Junior ENO, Santos CD, Abreu CMP, Corrêa AD, Santos JZL (2003) Análise nutricional da fruta-de-lobo (*Solanum lycocarpum* St. Hil.) durante o amadurecimento. Ciência e Agrotecnologia. 27(4):846-851

Oliveira DC, Christiano JCS, Soares GLG, Isaias RMS (2006) Reações de defesas químicas e estruturais de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. (Fabaceae) à ação do galhador *Euphalerus ostreoides* Crawf. (Hemiptera: Psyllidae). Revista Brasileira de Botânica 29:657-667

Price PW, Fernandes GW, Waring GL (1987) Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology* 16:15–24

Price PW (1991) The Plant Vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62:244-251

Reznick D (1985) Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44(2) 257-267

Ribeiro KT, Fernandes GW (2000) Patterns of abundance of a narrow endemic species in a tropical and infertile habitat. *Plant Ecology* 147:205–218

Scheirs J, De Bruyn L (2002) Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant–insect research. *Oecologia* 96 (1): 187-191

Shorthouse JD, Wool D, Raman A (2005) Gall-inducing insects – Nature’s most sophisticated herbivores. *Basic and Applied Ecology* 6(5): 407-411

Singer MC (2000) Reducing ambiguity in describing plant-insect interactions: "preference", "acceptability" and "electivity". *Ecology Letters* 3:159-162

Smith CC, Fretwell SD (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499–506

Souza ALT, Fernandes GW, Figueira JEC, Tanaka MO (1988) Natural History of a Gall-Inducing Weevil *Collabismus clitellae* (Coleoptera: Curculionidae) and Some Effects on its Host Plant *Solanum lycocarpum* (Solanaceae) in Southeastern Brazil. *Annals of the Entomological Society of America* 91(4):404-409

Souza ALT, Tanaka MO, Fernandes GW, Figueira JEC (2001) Host plant response and phenotypic plasticity of a galling weevil (*Collabismus clitellae*: Curculionidae). *Austral Ecology* 26:173-178

Stearns SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3(3): 259-268

Stearns SC (1992) *The Evolution of life history*. Oxford University Press

Stearns SC (2000) Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87: 476–486

Stiling P, Moon DC (2005) Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia* 142: 413-420

Stille B (1984) The effect of host plant and parasitoids on the reproductive success of the parthenogenetic gall wasp *Diplolepis rosae* (Hymenoptera, Cynipidae). *Oecologia* 63(3): 364-369

Stone GN, Schönrogge K (2003) The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends Ecology and Evolution* 18:512-522

Strauss SY, Zangerl AR (2002). Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. In: Plant-animal interactions: an evolutionary approach (Herrera CM, Pellmyr O, eds.). Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, pp 77–106

Tabuchi K, Amano H (2004) Impact of differential parasitoid attack on the number of chambers in multilocular galls of two closely related gall midges (Diptera: Cecidomyiidae). *Evolutionary Ecology Research* 6: 695–707

Taiz L. & Zeiger E (2006) *Fisiologia vegetal*. Editora Artmed, Porto Alegre.

Tonnabel J, Mignot A, Douzery EJP, Rebelo AG, Schurr FM, Midgley J, Illing N, Justy F, Orcel D, Olivieri I (2014) Convergent and Correlated Evolution of Major Life-history Traits in the Angiosperm Genus *Leucadendron* (Proteaceae). *Evolution* 68(10) 2775-2792

Vasconcelos PB, Paula CL, Vasconcelos HL (2009) Resposta Morfológica de *Solanum lycocarpum* aos Efeitos da Herbivoria e Estresse Hídrico. *Horizonte Científico* 3:4411

Videla M, Valladares GR, Salvo A (2012) Choosing between good and better: optimal oviposition drives host plant selection when parents and offspring agree on best resources. *Oecologia* 169:743–751

Weiner J (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(4):207-215

Weiner J, Campbell LG, Pino J, Echarte L (2009) The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology* 97:1220–1233

White TCR (1984) The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63:90–105

Weis AE, Price PW, Lynch M (1983) Selective pressures on clutch size in the gall maker *Asteromyia carbonifera*. *Ecology* 64: 688–695