



Universidade Federal de Uberlândia



Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação e Conservação de Recursos Naturais

**A importância do silício nas relações entre
herbívoros e *Davilla elliptica* (Dilleniaceae)**

St. Hil no cerrado.

Ana Paula Korndörfer



Uberlândia - Minas Gerais

Fevereiro de 2006



Universidade Federal de Uberlândia



ii

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação e Conservação de Recursos Naturais

**A importância do silício nas relações entre
herbívoros e *Davilla elliptica* (Dilleniaceae)**

St. Hil no cerrado

Ana Paula Korndörfer

Uberlândia – Minas Gerais

Fevereiro de 2005

Ana Paula Korndörfer

**A importância do silício nas relações entre
herbívoros e *Davilla elliptica* (Dilleniaceae) St. Hil
no cerrado.**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia, como parte das
exigências para obtenção do título de Mestre
em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais

Prof. Dr. Kleber Del Claro

Orientador

Uberlândia – Minas Gerais

Fevereiro de 2006

AGRADECIMENTOS

A Deus pela vida, pelo dom de aprender e praticar.

Ao Curso de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, ao Instituto de Biologia, à Universidade Federal de Uberlândia e a CAPES pelo apoio financeiro e estrutural.

Aos membros da banca, Prof. Dr. João Vasconcellos Neto e Prof^ª. Dr^ª. Ana Angélica A. Barbosa pela participação e sugestões na dissertação. Ao Prof^ª. Dr^ª. Celine de Melo pela leitura do manuscrito e sugestões. À secretária Maria Angélica por auxiliar em todos os momentos, dos mais tensos aos mais descontraídos.

Adianto que seria impossível citar os nomes de todas as pessoas que me auxiliaram nesta etapa. Sinto-me afortunada por encontrar aqui tantas pessoas queridas e especiais. Começo com meus pais, que foram e são os melhores pais, amigos, companheiros e professores. Aos colegas do Leci que sempre que procurados estavam sempre a disposição para ajudar em todos os aspectos: profissional e pessoal. Um agradecimento especial à Marcela, Jean Carlos, Everton e Jonas; obrigada por presentear a minha vida com a amizade de vocês. Minhas queridas amigas e companheiras: Carol Energia, Carol Bárbara e Mariane que mesmo não entendendo muito bem o que faço, foram fundamentais simplesmente por serem as melhores amigas.

Ao Paizão Kleber, que me adotou, aconselhando, ensinando, incentivando e corrigindo sempre quando julgava necessário, tendo todas as atitudes grandiosas dignas de um "Paizão". Obrigada por todos os ensinamentos.

À natureza maravilhosa pela possibilidade de tentar decifrá-la e amar mais a vida!

A todos, muito obrigada!

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	7
2. RESUMO.....	8
3. ABSTRACT.....	8
4. INTRODUÇÃO.....	9
5. MATERIAL E MÉTODOS.....	12
6. RESULTADOS.....	16
7. DISCUSSÃO.....	20
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	23

INTRODUÇÃO GERAL

A dissertação intitulada: **A importância do silício nas relações entre herbívoros e *Davilla elliptica* (Dilleniaceae) St. Hil no cerrado**, apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, será entregue em forma de artigo científico de acordo com as normas da revista BIOTROPICA.

RESUMO

Foi analisado o efeito da concentração de silício no solo para as defesas físicas de *Davilla elliptica* St. Hil. Os resultados mostraram que as plantas com maior concentração de silício no solo, absorveram e acumularam mais silício em suas folhas. A maior concentração de silício nas folhas provocou uma maior dureza foliar e um aumento no número de tricomas. O incremento de ambas defesas físicas, tricomas e dureza foliar, nas plantas com silício interferiram na alimentação de seus herbívoros, diminuindo a herbivoria para estas plantas.

ABSTRACT

We analyzed the effect of the silicon content in the soil to the physical defenses of *Davilla elliptica* St. Hil. Results show that those plants with higher silicon content in the soil, uptake and accumulate more of this element on the leaf. The higher concentration of silicon on the leaf increased the number of thricoms and hardener the leaves. The increase of both physical defenses, thricoms and leaf hardness, interfered on the feeding of its herbivores and decreased the plants herbivory.

Palavras-Chave (Key Words): Cerrado, *Davilla elliptica*, Herbivory, Hardenss Leaf, Silicon, Thricom,

Herbívoros de um modo geral são animais pastadores, devoradores de brotos, fitófagos, sugadores, granívoros, frugívoros, parasitas de plantas e, há também, aqueles que se alimentam de raízes e flores, muitas vezes servindo como vetores para algumas doenças (Gullan & Cranston 1994). A taxa média de herbivoria em uma comunidade pode chegar a 7,1% ao ano nas regiões temperadas e 11,1% nos trópicos (Coley & Barone 1996a). Embora esta perda foliar não pareça muito elevada, pode ser suficiente para reduzir o valor adaptativo da planta através da redução na produção e viabilidade das sementes, crescimento e atraso no florescimento (Marquis 1984, 1991).

Na natureza, relações entre herbívoros e plantas resultaram em inúmeras adaptações e interações recíprocas. Por exemplo, em resposta à ação dos herbívoros, as plantas desenvolveram uma grande variedade de estratégias defensivas reduzindo a herbivoria e ao mesmo tempo incrementando sua aptidão (Futuyma & Peterson 1985; Sarges & Coley 1995). A natureza das defesas e a quantidade existente são determinadas pela quantidade de recursos morfológicos e fisiológicos disponíveis (Marquis & Braker 1994), mas fica claro que as relações entre animais e plantas, sejam elas harmônicas ou antagônicas, resultam de um longo processo coevolutivo (Thompson 2005).

As estratégias para combater a ação dos herbívoros, podem ser divididas em defesas químicas, como a presença de látex, alcalóides ou outras substâncias que conferem toxidez ou impalatabilidade às plantas e defesas físicas, como a presença de tricomas, espinhos e outras modificações morfológicas (Crawley 1983, Gullan & Cranston 1994, Marquis & Braker 1994, Agrawal & Rutter 1998). Pode haver também defesas fenológicas ou desenvolvimentais, tais como crescimento vegetativo ou florescimento em épocas desfavoráveis aos herbívoros (Fuente & Marquis 1999), ou bióticas, através da associação com outros organismos (Del-Claro 2004). Algumas hipóteses apontam que plantas tropicais possuem defesas mais

eficientes contra a herbivoria do que plantas de clima temperado, devido a maior diversidade e atividade dos herbívoros nos trópicos (Bolser & Hay 1996, Marquis 2005).

Com relação às principais defesas físicas, pode-se destacar os tricomas foliares por exercerem um papel fundamental na defesa de plantas contra insetos fitófagos, os imobilizando e matando herbívoros por inanição e também dificultando a deposição de ovos ou a nutrição de larvas (Theobald *et al.* 1979, Goussain *et al.* 2002). Tricomas podem também perfurar o corpo de insetos, principalmente larvas e ninfas, causando a morte por perda de hemolinfa (Gilbert 1971). Além disso, há tricomas com substâncias adesivas que prendem artrópodes facilitando a ação de predadores, especialmente aranhas (Romero & Vasconcellos-Neto 2004).

A dureza foliar, outra defesa física, é determinada por propriedades da epiderme e da parede celular logo abaixo delas e seu enrijecimento em geral dificulta a alimentação de herbívoros, diminuindo a sobrevivência de insetos que se alimentam em folhas mais duras (Raupp 1985). Dureza foliar parece estar fortemente correlacionada com a palatabilidade (Coley 1983) e o conteúdo de silício no tecido vegetal (Epstein 1999). Silício (Si) é o segundo elemento mais abundante da crosta terrestre e as formas disponíveis podem ser absorvidas diretamente do solo (Epstein & Bloom 2005). Esse elemento é acumulado no tecido das plantas, representado de 0,1 a 10% Si na matéria seca (Korndörfer & Datnoff 1995). Sua absorção e acúmulo, do ponto de vista do metabolismo, é relativamente não dispendiosa (Lux *et al.* 2004), podendo trazer vários benefícios para algumas espécies vegetais (Epstein & Bloom 2005). O acúmulo de Si logo abaixo da epiderme vegetal, junto à cutícula, pode causar aumento da dureza foliar, formando uma camada rígida (Yoshida *et al.* 1962, Marschner 1995, Takahashi 1995, Epstein 1999) que funciona como uma “barreira mecânica” contra a colonização de fungos no interior da planta (Carver *et al.* 1998, Epstein 1999, Fawe *et al.* 2001, Samuels *et al.* 1994) e também dificultando o ataque de insetos, podendo inclusive

reduzir a digestibilidade de fitófagos (Feeny 1976, Rhoades 1976). O efeito do Si na redução de populações de insetos-praga como delfacídeos, gorgulhos, lagartas, pulgões e tripes, foram verificados em várias culturas (Djain & Pathak 1967, Tayabi & Azizi 1984, Salim & Saxena 1992, Sawant *et al.* 1994; Carvalho *et al.* 1999).

O acúmulo de Si pode também influenciar a arquitetura das plantas, tornando-as mais eretas, diminuindo o acamamento, a perda excessiva de água e promovendo maior eficiência fotossintética (Korndörfer & Datnoff 1995, Barbosa Filho *et al.* 2000, Datnoff *et al.* 2001). Adicionalmente, sabe-se que o Si ativa genes envolvidos na produção de compostos secundários do metabolismo, como os polifenóis e enzimas relacionadas com os mecanismos de defesa das plantas (Fauteux *et al.* 2005, Fawe *et al.* 2005). Uma vez depositado, o Si se polimeriza tornando-se imóvel e não mais se redistribui nos tecidos vegetais. Plantas com teores de Si acima de 1%, podem ser consideradas acumuladoras deste elemento (Epstein 1999; Datnoff *et al.* 2001).

Embora comum no ambiente de cerrado, defesas físicas, como tricomas e o acúmulo de Si nos vegetais são assunto com pouca investigação ecológica. A grande maioria dos estudos investigou a sua ação em espécies cultivadas (Djain & Pathak 1967, Tayabi & Azizi 1984, Salim & Saxena 1992, Sawant *et al.* 1994; Carvalho *et al.* 1999; Korndörfer *et al.* 2004), havendo poucos estudos sobre sua ação anti-herbívora em plantas do estrato arbóreo do Cerrado (Korndörfer & Del-Claro, No Prelo).

A família Dilleniaceae é comum nos cerrados brasileiros, sendo a elevada concentração de silício característica nesse táxon (Metcalf e Chalk 1950). *Davilla elliptica* (Dilleniaceae) St. Hil. é uma espécie que apresenta ampla distribuição neotropical, comum no cerrado (Schiavini & Araújo 1989), sendo parte da flora representativa dos cerrados (Marimon *et al.* 1998). Esta espécie é intensamente ramificada, de folhas inteiras, ásperas devido ao grande número de tricomas (Joly 1987). Segundo Pinheiro Filho (1999), esta

espécie apresenta uma quantidade elevada de Si (5,2% de Si na matéria seca das folhas). Assim sendo, por ser acumuladora de silício e possuidora de tricomas foliares, *D. elliptica* se apresenta como uma espécie ideal para o estudo que se propõe: investigar qual a importância do Si e das defesas físicas de uma espécie vegetal contra a ação da herbivoria na vegetação de cerrado.

MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi realizado na reserva ecológica do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (18° 57'45'' S; 48° 17'30''W) durante o período de Fev/2004 a Maio/2005. Nesta região predomina vegetação de cerrado (*strictu sensu*) contendo também áreas de campo sujo, vereda e pequenas manchas de Mata Mesófila. Quanto à densidade do estrato arbustivo e até mesmo quanto à composição florística, o cerrado do Clube Caça e Pesca Itororó é considerado um cerrado típico (Del-Claro *et al.* 1996 para caracterização da área).

Davilla elliptica (Figura 1) é uma planta de porte arbustivo, ramificada, conhecida popularmente como “lixerinha”, “lixeira rasteira” e “lixinha”, por apresentar a face superior de suas folhas bastante áspera, tendo um aspecto de lixa (Pott & Pott 1994). Possui folhas inteiras, alternas, elípticas, pecioladas e ásperas, devido à presença de tricomas (Joly 1987).



Figura 1: *Davilla elliptica* (Dilleniaceae) St. Hil. na vegetação de Cerrado. As folhas avermelhadas indicam a presença de crescimento vegetativo (folhas jovens).

A montagem do experimento foi realizada após uma grande queimada ocorrida na reserva em Outubro de 2004. Os indivíduos, quando marcados em novembro de 2004 encontravam-se em fase de brotação e com folhas jovens recém emergindo. Assim sendo, a herbivoria inicial foi considerada zero. Cinquenta indivíduos selecionados, dos quais 25 formaram o grupo controle não sofreram nenhum tipo de manipulação experimental. Os 25 indivíduos restantes compuseram o grupo tratado, onde foi feita aplicação de Si no solo no dia seguinte à marcação das plantas. No tratamento, foi aplicado num raio de um metro do caule central da planta, 300 gramas de silicato de cálcio (Produto Comercial - Albright & Wilson[®]), com 21,6% de Si total, 44% de CaO total e 0,6% de MgO total (Figura 2). A aplicação foi superficial e realizada num período de chuvas com a intenção de permitir que o adubo penetrasse no solo e atingisse as raízes.



Figura 2: Silicato de cálcio aplicado na superfície do solo num raio de aproximadamente um metro das plantas tratamento de *Davilla elliptica* St. Hil (Dilleniaceae) na vegetação de cerrado.

Três meses após a aplicação de silicato, amostras do solo entre 0-15 cm de profundidade foram retiradas da base de plantas tratamento e controle para a análise de Si disponível, extraído em ácido acético $0,5 \text{ mol L}^{-1}$ segundo os métodos sugeridos por Korndörfer *et al.* (1999). Para as medidas de dureza foliar foram coletadas, aleatoriamente, no mesmo período, dez folhas verdes completamente desenvolvidas de 20 indivíduos de cada grupo. As folhas, ainda frescas, foram perfuradas com um penetrômetro, (de acordo com King 1988), que indicava a pressão necessária para perfurar um círculo de 3 mm de diâmetro na lamina foliar. Em cada folha foi realizada uma medida no lado esquerdo da folha a 1,5 cm da nervura central, evitando sempre perfurações sobre nervuras.

Outras 10 folhas foram coletadas, sendo 5 da parte mais alta e 5 da parte mediana de cada arbusto, de ambos os grupos, para a quantificação da herbivoria. Utilizando uma transparência previamente preparada com quadriculados de $0,5 \text{ cm}^2$ mediu-se a herbivoria

foliar por contraste. A porcentagem de área total herbivorada foi obtida através da seguinte equação: % Área total herbivorada = A. consumida/ A. total x 100. Após o cálculo da herbivoria de cada folha, fez-se a média da herbivoria para cada planta.

A quantidade de tricomas nas folhas foi determinada através da contagem destes na face ventral de uma área foliar de 4 mm² com o uso de estereomicroscópio com aumento de 80 vezes (Figura 3). Para esta análise foram utilizadas três folhas de cada planta (controle e tratamento), escolhidas aleatoriamente dentre as folhas coletadas para quantificação da herbivoria.



Figura 3: Exemplar de área foliar (4 mm²) de *Davilla elliptica* St. Hil (Dilleniaceae) utilizada para contagem de tricomas.

A análise do Si foliar foi realizada no Laboratório de Fertilizantes da Universidade Federal de Uberlândia. As folhas coletadas para a análise da herbivoria foram secas até peso constante em estufa de ventilação forçada a 55 °C e posteriormente moídas em moinho do tipo Willey e analisadas segundo metodologia descrita por Korndörfer *et al.*, 2004.

Em um experimento paralelo, trinta indivíduos de *D. elliptica* foram selecionados, sendo retiradas de cada arbusto dez folhas jovens (com coloração avermelhada, pequenas e ainda macias) e dez folhas velhas (coloração verde escuro, as maiores de cada planta e já mais enrijecidas). Em todos os indivíduos foi quantificada a herbivoria e o teor de silício acumulado.

O teste T, para amostras relacionadas, foi utilizado para verificar diferença na herbivoria e porcentagem de Si entre folhas jovens e velhas, quando os dados apresentavam distribuição normal. Para análise estatística entre o grupo controle e tratado quanto a disponibilidade de Si no solo foi usado o teste de médias pareadas de Wilcoxon, em todas as outras análises estatísticas foi utilizado teste U de Mann-Whitney e para análise das correlações foi utilizada a correlação de Spearman.

RESULTADOS

O resultado do experimento onde se compara a acumulação de Si em folhas novas e velhas, revelou uma quantidade significativamente maior de Si acumulado nas folhas velhas ($t = 6,99$; $p < 0,01$), com uma média de $2,0 \pm 1,4$ % Si na matéria seca ($X \pm 1DP$), enquanto as folhas jovens apresentaram uma média de $0,5 \pm 0,4$ % Si na matéria seca ($X \pm 1DP$).

As folhas jovens apresentaram um índice de herbivoria maior do que folhas velhas ($t = 17,8$; $p < 0,01$) sendo que 52% de todas as folhas velhas amostradas apresentaram 0% de herbivoria (Figura 4).

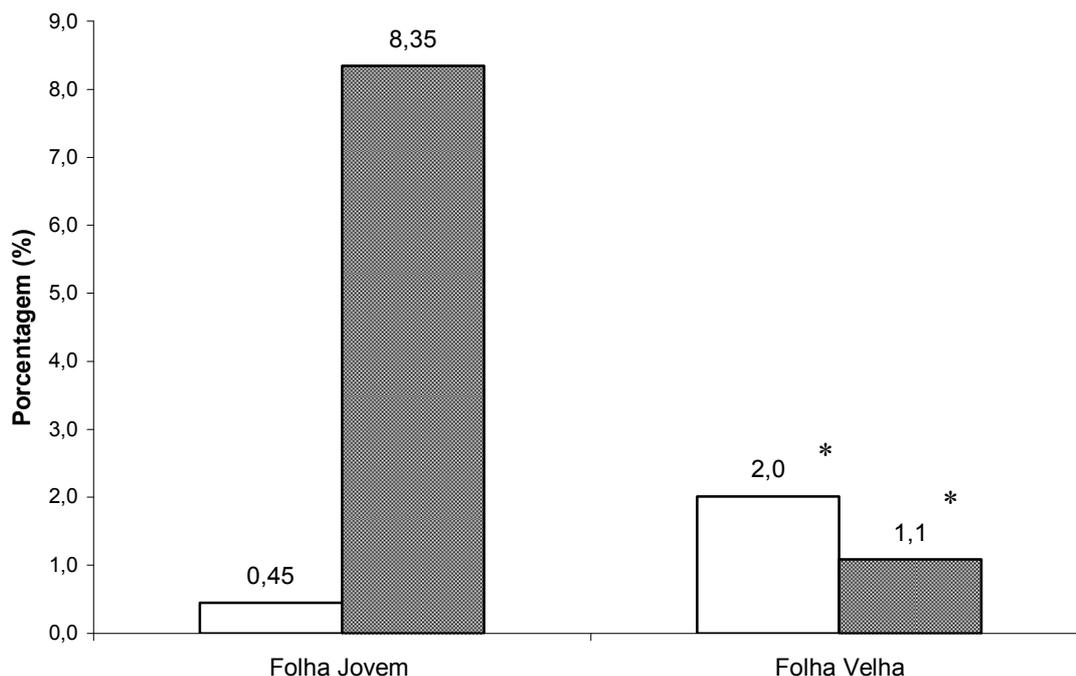


Figura 4: Teor de silício (barras brancas) e herbivoria (barras escuras) em folhas jovens e velhas de *D.elliptica* comparadas em uma mesma área de cerrado. O símbolo “*” - Representa diferença estatística nas médias dos grupos, teste U – Mann-Whitney ($p < 0,01$).

A análise de silício no solo demonstrou que a disponibilidade deste elemento na área onde houve a aplicação de silicato de cálcio (tratamento) foi significativamente maior do que no grupo controle ($Z = 3,06$; $gl=1$; $p = 0,002$). As plantas tratadas absorveram e acumularam uma quantidade maior deste elemento nas folhas ($U = 182$, $gl = 1$, $p < 0,05$; Figura 5).

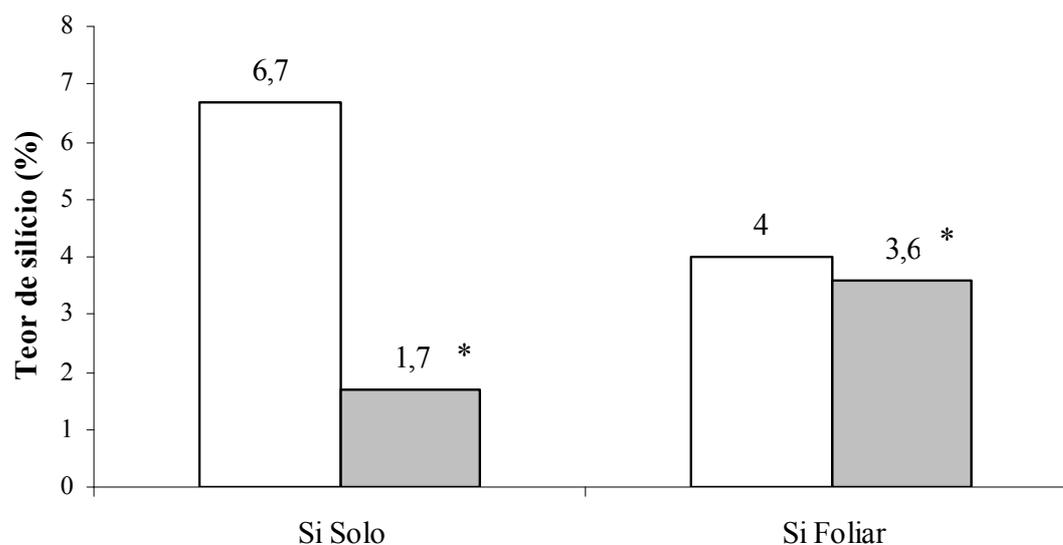


Figura 5: Teor de Si disponível no solo e teor de Si foliar em plantas controle (sem Si – barra cinza) e tratamento (com Si – barra branca) de *D. elliptica* no cerrado. * - Diferença estatística de acordo com teste U – Mann Whitney ($p < 0,05$).

A tabela 1 mostra que as plantas do grupo tratado além de apresentarem maior porcentagem de Si nas folhas desenvolveram um número significativamente maior de tricomas ($U = 1099$, $gl = 1$, $p < 0,001$), onde foi encontrada uma correlação positiva entre maior acúmulo de Si e número de tricomas foliares ($R = 0,28$; $p < 0,05$; Figura 6).

Tabela 1: Valores estatísticos ($X \pm 1DP$) do número de tricomas e dureza foliar encontradas nas folhas de *D. elliptica* (controle e tratamento). * - Representa diferença significativa entre os grupos ($p < 0,05$; Teste U - Mann Whitney).

Variáveis	Controle (Sem Si)	Tratamento (Com Si)
Número de Tricomas ($4mm^2$)	$124 \pm 30,2$	$171 \pm 44,3$ *
Dureza Foliar (kg/força)	$209 \pm 42,78$	$224 \pm 51,2^*$

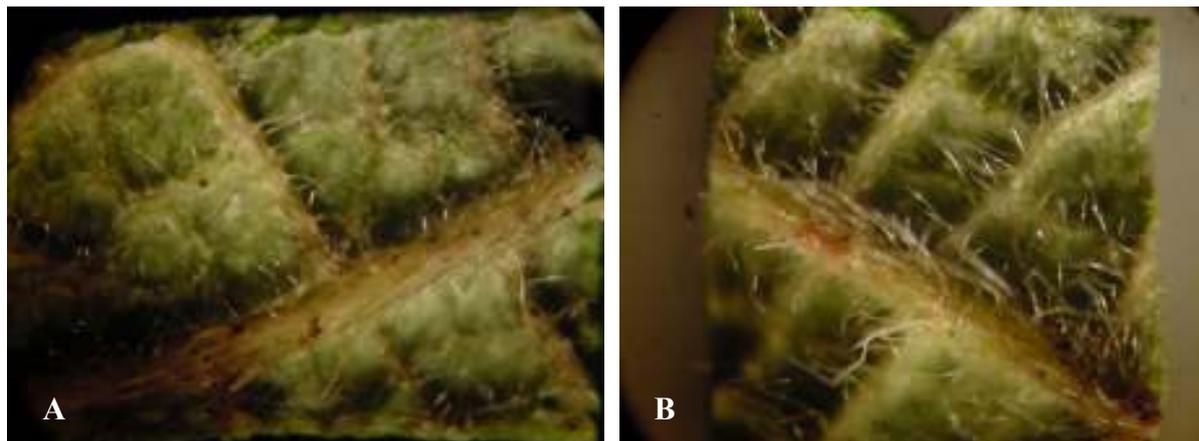


Figura 6: Detalhe dos tricomas foliares na lâmina da folha de um indivíduo do grupo controle (A) e do grupo tratamento, com adição de silicato de cálcio (Si) no solo (B).

As plantas tratadas com silicato de cálcio mostraram maior rigidez foliar ($U = 16004$, $gl = 1$, $p < 0,001$), proporcionada pelo maior acumulado de Si nas folhas de *D. elliptica*. Quanto maior o Si acumulado, maior a concentração de Si foliar, maior o número de tricomas e maior dureza foliar. O incremento destes fatores proporcionou maior proteção contra o ataque de herbívoros sendo que as plantas tratadas tiveram taxas significativamente menores herbivoria (Figura 6, $U = 14587$, $gl = 1$, $p < 0,001$).

A análise da herbivoria revelou que os indivíduos que receberam silício apresentaram em média menor grau de herbivoria foliar ($U = 14587$, $gl = 1$, $p < 0,001$; Figura 7). Houve correlação negativa ($r = - 0,4$; $p < 0,01$) entre dureza foliar e herbivoria, ou seja, quanto maior a dureza foliar, menor é a taxa de herbivoria.

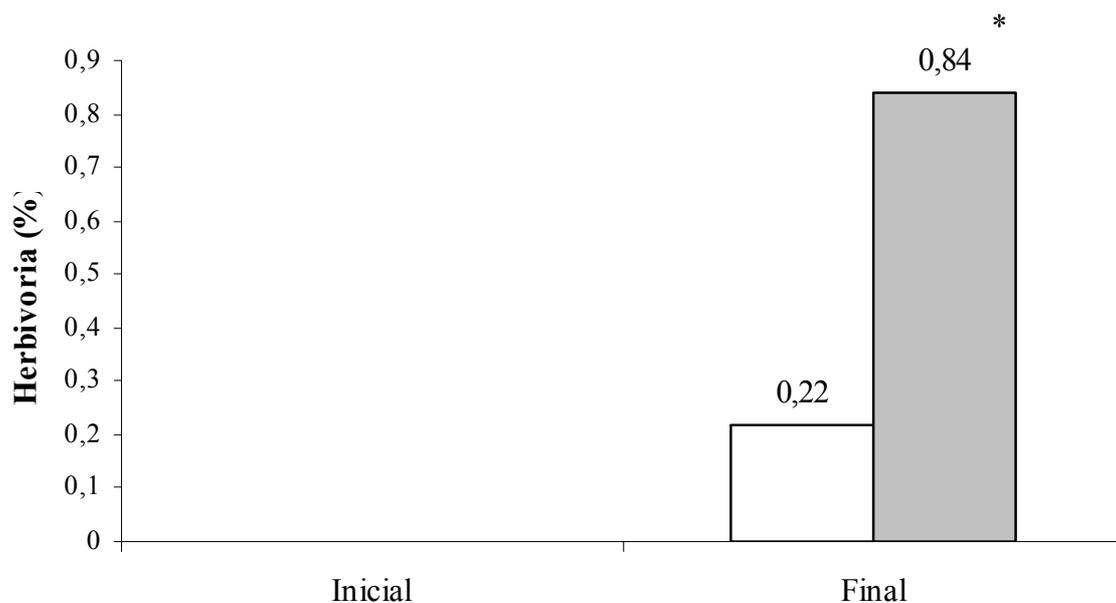


Figura 7: Herbivoria inicial (considerada zero, rebrota) e final, em plantas de *Davilla elliptica* (Dilleniaceae) com (barra branca) e sem (barra cinza) adição de silício ao solo. * - Diferença significativa, $p < 0,001$; Teste U – Mann Whitney.

DISCUSSÃO

Defesas físicas ou estruturais parecem ser de muita importância para a redução da herbivoria foliar em *D. elliptica* no cerrado, tendo o acúmulo de silício das folhas papel importante no aumento da dureza foliar e no aumento do número de tricomas. A qualidade nutricional varia entre espécies e dependendo da idade da folha de uma mesma espécie, podendo estar relacionada também com a qualidade nutricional do solo (Coley & Barone 1996). Os resultados do presente estudo indicam que o acúmulo de Si é uma função linear da idade relativa das folhas e a sua concentração aumenta de acordo com o envelhecimento da folha. Sabe-se que a concentração de Si varia nos diversos órgãos da planta e também em partes do mesmo órgão, sendo amplamente aceito que a maior parte do Si absorvido pelas plantas é acumulada nas partes aéreas (Yoshida *et al.* 1959, 1962). Provavelmente, a

imobilidade do Si na planta, após sua absorção, explica a alta concentração deste elemento nas folhas velhas de *D. elliptica*. Uma vez depositado, o Si sofre polimerização tornando – se imóvel e não mais se redistribui nas plantas (Barber & Shone 1966). Segundo Jarvis (1987) mais de 94% do Si absorvido pelo trigo é transportado rapidamente para a parte aérea e concentrado nas folhas mais velhas. Entretanto, Motomura *et al.* (2002) descreveram que as folhas de *Sasa veitchii* têm vida de aproximadamente dois anos e acumulam Si continuamente por toda a vida, não somente durante o processo de desenvolvimento, mas também depois de maduras.

Na relação entre concentração de silício e herbivoria em folhas jovens e velhas observa-se que as folhas jovens obtiveram uma herbivoria quatro vezes maior que folhas velhas. A maior diferença nos padrões de herbivoria nos trópicos está entre folhas maduras e jovens (Coley & Aide 1991). Devido à alta qualidade nutricional das folhas jovens, as taxas diárias de herbivoria variam de 5 a 25 vezes mais do que em folhas maduras (Coley & Barone 1996). Para as plantas cujas folhas duram de 2 a 4 anos, 68% da sua herbivoria ocorre durante a pequena fração de tempo em que estão em expansão (Coley 1988). Os resultados para *D. elliptica* mostram que as folhas jovens são frequentemente mais vulneráveis ao ataque de herbívoros. Cabe ressaltar que, além da dureza foliar, os conteúdos fenológicos podem explicar um pouco da variação na herbivoria (Coley & Kursar 1996b).

Como esperado, as plantas num solo com suplemento adicional de Si, apresentaram maior concentração foliar de Si. De acordo com Jones & Handreck (1967) e Raven (1983), a aplicação de silício proporciona o maior transporte desse elemento para a parte aérea da planta, sendo depositado nas células epidérmicas como sílica amorfa ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), tornando os tecidos foliares mais rígidos, o que pode dificultar a alimentação de herbívoros. O maior número de tricomas associado ao maior acúmulo de Si na cutícula de *D. elliptica*

provavelmente tornaram a folha mais rígida e possivelmente impalatável para a maioria dos insetos herbívoros, o que resultou na menor herbivoria observada.

O aumento no número de tricomas é amplamente citado como uma eficiente defesa (Björkman & Anderson 1990, Agren & Schemske 1993, Fernandes 1994, Godwa 1997, Agrawal 1999) e, de fato, apontado muitas vezes como a principal defesa de folhas jovens, sendo substituídos nas folhas adultas por defesas que proporcionam dureza e rigidez (Coley 1983). Tricomas são estruturas compostas principalmente por Si (Parry & Smithson 1964; Cherif *et al.* 1992, Samuels *et al.*, 1993), portanto a alta disponibilidade de Si no solo pode contribuir para a maior formação destas estruturas de defesa. Porém, o contrário pode ocorrer, no trigo quando cultivado em locais com baixa disponibilidade de Si, os tricomas das pontas das folhas apresentam menor quantidade de Si e tornam-se macios (Rafi *et al.* 1997). Cabe lembrar que a indução da formação e aumento do número de tricomas pode ser resultado do aumento da herbivoria (Agrawal 2000) ou maior disponibilidade de recursos no solo (Coley *et al.* 1985).

Por se acumular logo abaixo da cutícula, o silício pode afetar consideravelmente a dureza das folhas. Isso ficou claro neste experimento onde a maior absorção de Si resultou numa maior rigidez das folhas nas plantas de *D. elliptica* do grupo tratamento. Esta rigidez possivelmente dificultou a alimentação de insetos mastigadores e sugadores, evidenciada por uma menor herbivoria foliar nesses indivíduos. Goussain *et al.* (2002) observou aumento na mortalidade, no canibalismo e maior desgaste acentuado na região incisora da mandíbula de larvas *Spodoptera frugiperda* quando alimentadas com folhas possuindo maior teor de silício. Resultados semelhantes foram encontrados para várias outras espécies de herbívoros (Djamin & Pathak 1967, Tayabi & Azizi 1984, Salim & Saxena 1992, Carvalho *et al.* 1999, Korndörfer *et al.* 2004).

A relação entre silício e defesas apresentadas por *D. elliptica* mostrou-se bastante importante neste estudo. De acordo com a disponibilidade deste elemento, há uma maior absorção por parte da planta e conseqüentemente uma maior eficiência na defesa contra seus herbívoros. Por ser o solo de Cerrado rico neste elemento químico e apresentar diversas espécies acumuladoras de Si, espera-se que novos estudos investigando a função defensiva do silício na vida vegetal do Cerrado sejam estimulados a partir deste estudo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADREN, J. AND D.W. 1993. The cost of defense against herbivores an experimental study of thricome production in *Brassica rapa*. *American Naturalist* 141: 338-350.

AGRAWAL, A. A. AND M.T. RUTTER. 1998. Dynamic defense in ant-plants: the role of induced responses. *Oikos* 83: 227-236.

AGRAWAL, A.A. 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology* 80:1731-1723.

AGRAWAL, A.A. 2000. Benefits and costs of induced plant defenses for *Lepidium virginicum* (Brassicaceae). *Ecology* 81 (7): 1804-1813.

BARBER, D.A; SHONE M.G.T. 1966. The absorption of silica from aqueous solutions by plants. *J.Exp. Bot.* 17:569-578.

BARBOSA FILHO, M.P.; G.H. SNYDER, A.S. PRABHU, L.E. DATNOFF, AND G.H. KORNDÖRFER. 2000. A importância do silício para a cultura do arroz (uma revisão de literatura). Potafoz (Encarte técnico. Informações Agronômicas).

BJÖRKMAN, C. AND D.B. ANDERSON. 1990. Trade-off among antiherbivore defenses in South American blackberry (*Rubus bogotensis*). *Oecology* 85:247-249.

BOLSER, R.C. AND M.E. HAY. 1996. Are Tropical Plants Better Defended? Palatability and Defenses of Temperate vs. Tropical Seaweeds. *Ecology* 77(8):2269-2286.

CARVALHO, S.P., J.C. MORAES AND J.G. CARVALHO. 1999. Efeito do silício na resistência do sorgo (*Sorghum bicolor*) ao pulgão-verde *Schizaphis graminum* (Rond.) (Homoptera: Aphididae). *An. Soc. Entomol. Brasil* 28: 505-510.

CARVER, T.L.W., M.P.ROBBINS, B.J. THOMAS, K. TROTH, N. RAISTRICK AND R.J. ZEYEN. 1998. Silicon deprivation enhances localized autofluorescent responses and phenylalanine ammonia-lyase activity in out attacked by *Blumeria graminis*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 52: 245-257.

CHERIF, M.; J.G. MENZIES, N. BENHAMOU AND R.R. BELANGER. 1992. Silicon induced resistance in cucumber plants against *Pythium ultimum*. *Physiol. Mol. Pathol.* 41(6): 411- 425.

CRAWLEY, M.J. 1983. Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scient. Publ., Oxford.

COLEY, P.D., J.P. BRYANT AND F.S. CHAPIN. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.

COLEY, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecology* 74:531-536.

COLEY, P. D. AND M. A. AIDE. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in

Temperate and Tropical broad-leaved forests. In PRICE, P. W. *et. al.* (Ed). Plant-animal interactions; evolutionary ecology in tropical and temperate regions. *John Wiley & Sons*, New York.

COLEY, P.D. AND J.A. BARONE. 1996a. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.

COLEY, P. D. AND T.A. KURSAR. 1996b. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and ecological trade-offs. In S. S. Mulkey, Chazdon, R. L.; and Smith, A. P. (Ed) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, Chapman and Hall, New York.

DATNOFF, L. E., G.H. SNYDER AND G. H. KORNDORFER. 2001. Silicon in Agriculture. Elsevier Science, The Netherlands.

DEL-CLARO, K., V. BERTO AND W. REU. 1996. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology* 12:887-892.

DJAMIN, A. AND M.D. PATHAK. 1967. Role of silica in resistance to asiatic rice borer, *Chilo suppressalis* (Walker), in rice varieties. *J. Econ. Entomol.* 60: 347-351.

EPSTEIN, E. AND A.J. BLOOM. 2005. Mineral Nutrition of plants: principles and perspectives. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland/MA.

FAUTEUX, F., W. RÉMUS-BOREL, J.G. MENZIES AND R.R. BÉLANGER. 2005. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *FEMS Microbiology Letters* 249:1-6.

FAWE, A., J.G. MENZIES, M. CHÉRIF AND R.R. BÉLANGER. 2001. Silicon and disease resistance in dicotyledons. *In*: Datnoff, L.E., G.H. Snyder, AND G.H. Korndorfer (Ed), *Silicon in Agriculture*, Amsterdam, Elsevier.

FEENY, P. P. 1976. Plant apparency and chemical defenses. *Recent Adv. Phytochem.* 10: 1-40.

FERNANDES, G.W. 1994. Plant mechanical defenses against insect herbivory. *Revista Brasileira de Entomologia* 38:421-433.

FUENTE, M.A. de la AND R.J. MARQUIS. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118: 192-202.

FUTUYMA, D. J. AND S. PETERSON. 1985. Genetic Variation in the Use of Resources by Insects. *Annual Review Entomology* 30:217–238.

GILBERT, L.E. 1971. Butterfly-plant Coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconiine butterflies? *Science* 172: 585-586.

GODWA, J.H. 1997. Physical and chemical responses to juvenile *Acacia tortilis* trees to browsing: experimental evidence. *Functional Ecology* 11:106-111.

GOUSSAIN, M.M, J.C. MORAES, J.G. CARVALHO, N.L. NOGUEIRA AND M.L. ROSSI. 2002. Efeito da Aplicação de Silício em Plantas de Milho no Desenvolvimento Biológico da Lagarta-do-Cartucho *Spodoptera frugiperda* (J.E.Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop. Entomol.* 31(2):305-310.

GULLAN, P. J. AND P. S. CRANSTON. 1994. *The insects: an outline of entomology*. Chapman & Hall, Boundary Row, London UK.

KING, B.L. 1988. Design and evaluation of a simpler penetrometer for measuring leaf toughness in studies of insect herbivory. *Virginia Journal of Science* 39(4): 405-408.

KORNDORFER, A. P., R. CHERRY AND R. NAGATA. 2004. Effect of calcium silicate on feeding and development of Tropical Sod Webworms (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomology* 83(3): 393-395.

KORNDORFER, A.P., K. DEL-CLARO. 2006. Ant-Defense Versus Induced Defense in *Lafoensia Pacari* (Lythraceae), a Myrmecophilous Tree of the Brazilian Cerrado. *Biotropica* – No Prelo.

KORNDÖRFER, G.H. AND L.E. DATNOFF. 1995. Adubação com silício: Uma alternativa no controle de doenças da cana-de-açúcar e do arroz. *Informações Agronômicas* 70:1-3.

KORNDÖRFER, G.H., N.M. COELHO, G.H. SNYDER AND C.T. MIZUTANI. 1999. Avaliação de métodos de extração de silício para solos cultivados com arroz sequeiro. *Rev. Bras. Ci. Solo* 23:101-106.

KORNDÖRFER, G.H., H.S. PEREIRA AND A. NOLLA. 2004. Análise de silício: solo, planta e fertilizante. *Boletim técnico* 2:16-20.

JARVIS, S.C. 1987. The uptake and transport of silicon by perennial ryegrass and wheat. *Plant Soil* 97:429-437.

JOLY, A.B. 1987. Botânica: Introdução à taxonomia Vegetal. Companhia Editora Nacional. São Paulo, SP.

JONES, L.H.P. AND K.A. HANDRECK. 1967. Silica in soils, plants, and animals. *Advances in Agronomy* 19: 107–149.

LUX, A., M. LUXOVA, J. ABE AND S. MORITA, S. 2004. Root cortex: structural and functional variability and responses to environmental stress. *Root Research* 13(3): 117-131.

MARQUIS, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease of tropical plant. *Science* 226: 537-539.

MARQUIS, R.J. 1991. Herbivore fauna of Piper (Piperaceae) in a Costa Rica wet forest: diversity, specificity, and impact. In: Price, P.W., T.M. LEWINSOHN, G.W. FERNANDES AND W.W. BENSON (Ed), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*, John-Wiley & Sons, London.

MARINON, B.S., R.F. VARELLA AND B.H. MARINON JUNIOR.1998. Fitosociologia de uma area de cerrado de encosta em Nova Xavantina, Mato Grosso. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 3:82-101.

MARQUIS, R. J. AND H. E. BRAKER. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. In: McDADE, L. A., BAWA, K. S., HESPENHEIDE, H. A. *et al.* (Ed.), *La selva: Ecology and Natural History of a neotropical Rain Forest*. Chicago Press, Chicago.

MARQUIS, R. 2005. Impact of herbivores on tropical plant diversity. In: BURSLEM, D.F.R.P., M.A. PINARD AND S.E. HARTLEY (Ed), *Biotic Interactions in the tropics: Their role in the maintenance of species diversity*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.

MARSCHNER H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, San Diego.

METCALFE, C. R., AND L. CHALK. 1950 Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Clarendon Press, Oxford, UK

MOTOMURA, H., T. FUJII AND M. SUZUKI. 2004. Silicon deposition in relation to ageing of leaf tissues in *Sasa veitchii* (Carriere) Rehder (Poaceae:Bambusoideae). *Annals of Botany* 93:235-248.

PARRY, D.W., AND F. SMITHSON. 1964. Types of opaline silica deposition in the leaves of British grasses. *Ann Bot.* 28: 169-185.

POTT, A. AND V.J. POTT. 1994. Plantas do Pantanal. Embrapa – CPAP, Corumbá, MS.

RAFI, M.M.; E. EPSTEIN AND R.H. FALK. 1997. Silicon deprivation causes physical abnormalities in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Plant Physiol.* 151: 497-501.

RAVEN, J.A. 1983. The transport and function of silicon in plants. *Biological Review* 58:179-207.

RAUPP, M.J. 1985. Effects of leaf toughness on mandibular wear of the leaf beetle, *Plagioder a versicolora*. *Ecological Entomology* 10:73-79.

RHOADES, D. F. AND R.G. CATES. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Adv. Phytochem.* 10:168-213.

ROMERO, G.Q. AND J. VASCONCELLOS – NETO. 2004. Beneficial effect of flower dwelling predator. *Ecology* 85(2) 446-457.

SALIM, M. AND R.C. SAXENA. 1992. Iron, silica and aluminum stresses and varietal resistance in rice: effects on whitebacked planthopper. *Crop Science* 32: 212-219.

SAMUELS, A.L., A.D.M. GLASS, D.L. EHRET AND J.G. MENZIES. 1993. Effects of silicon supplementation on cucumber fruit: changes in surface characteristics. *Annals of Botany* 72(5): 433-440.

SAMUELS, A.L., A.D.M. GLASS, J.G. MENZIES AND D.L. EHRET. 1994. Silicon in cell walls and papillae of *Cucumis sativus* during infection by *Sphaerotheca fuliginea*. *Physiol. Mol. Pathol.* 44:237-242.

SARGES, C. L. AND P. D. COLEY. 1995. Benefits and costs of defense in a neotropical shrub. *Ecology* 76(6):1835-1843.

SAWANT, A.S., V.H. PATIL. AND N.K. SAVANT. 1994. Rice hull ash applied to seedbed reduces deadhearts in transplanted rice. *Inter. Rice Res. Notes* 19: 20-21.

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

TAKAHASHI, E. 1995. Uptake mode and physiological functions of silica. *In*: MATSUO, T.; KUMAZAWA, K.; ISHII, R.; ISHIHARA, K.; HIRATA, H., (Ed.). Science of the rice plant: physiology. Food and Agriculture Policy Research Center, Tokyo.

TAYABI, K. AND P. AZIZI. 1984. Influence of silica on rice yield and stem-borer (*Chilo supramain*) in Rasht/Iran 1979-1980. *Pesticides* 18: 20-22.

THEOBALD, W. L., J.L. KRAHULIK AND R.C. ROLLINS. 1979. Trichome description and classification. *In*: METCALFE, C.R.; CHALK, L. (Ed.) Anatomy of dicotyledons. Oxford: Oxford Science.

THOMPSON, J.N. 2005. The geographic mosaic of evolution. The University of Chicago Press. London, UK.

YOSHIDA, S.; ONISHI, Y.; & KITAGISHI, K. 1959. The chemical nature of silicon in rice plant. *Soil and Plant Food* 5(1):158-163.

YOSHIDA S, OHNISHI Y, KITAGISHI K. 1962. Histochemistry of silicon in plant. II. Localization of silicon within rice tissues. *Soil Science and Plant Nutrition* 8: 36 - 41.