



ARTIGO

Interações nutricionais em dois sistemas inseto galhador-planta hospedeira no Cerrado¹

Claudia Scareli-Santos² e Elenice Mouro Varanda^{3*}

Submetido em: 05 de Junho de 2009 Recebido após revisão em: 22 de Outubro de 2009 Aceito em: 26 de Novembro de 2009
Disponível on-line: <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1269>

RESUMO: (Interações nutricionais em dois sistemas inseto galhador-planta hospedeira no Cerrado). Neste trabalho avaliou-se a aplicabilidade da hipótese nutricional para dois sistemas inseto galhador-planta hospedeira em vegetação de cerrado. Foram quantificados nitrogênio, açúcares, taninos, carbono e determinada a relação C/N das folhas não infestadas, folhas infestadas e galhas de *Anadenanthera peregrina* var. *falcata* e *Duguetia furfuracea*. Os dois sistemas galhador-planta hospedeira estudados apresentaram comportamentos diferentes quanto aos parâmetros analisados. As galhas foliares de *A. peregrina* var. *falcata* apresentaram menores teores de nitrogênio e altos percentuais de açúcares e de taninos. Os percentuais de carbono nas folhas não infestadas e nas galhas foram significativamente maiores que nas folhas infestadas somente no mês de dezembro. O inseto galhador (Diptera: Cecidomyiidae, *Schizomia* sp) influenciou na química dos tecidos vegetais, desviando substâncias das folhas para as galhas. Os maiores valores da relação C/N para *A. peregrina* var. *falcata* foram observados para as galhas, no período de dezembro a fevereiro e em abril e maio. Para *D. furfuracea* os maiores valores de taninos foram observados nas folhas não infestadas e infestadas. Não observamos um padrão para explicar a relação C/N nesta espécie. As galhas foram induzidas por *Bruggmanniella duguetiae* (Diptera: Cecidomyiidae). Com os resultados obtidos podemos afirmar que a hipótese nutricional não se aplica ao sistema estudado nas espécies de cerrado *A. peregrina* var. *falcata* e *D. furfuracea*.

Palavras-chave: Cerrado, galhas, hipótese nutricional, interação inseto-planta.

ABSTRACT: (Nutritional interactions in insect gall maker/host plant systems in the Cerrado). The applicability of the nutritional hypothesis for the gall maker/ host plant systems in the *Cerrado* was valued on this paper. Nitrogen, sugars, tannin and carbon were quantified and the C/N relation of the non-infested leaves, the infested leaves and galls of *Anadenanthera peregrina* var. *falcata* and *Duguetia furfuracea* was determined. The gall makers/plant host systems presented different activities according to the analyzed parameters. The leaves galls of *A. peregrina* var. *falcata* presented a low content of nitrogen and a high percentage of sugars and tannin. Only in December the percentage of carbon in the non-infested leaves and galls was significantly higher than the infested ones; the gall maker (Diptera: Cecidomyiidae, *Schizomia*) influenced in the chemistry of the vegetal tissues, diverting substances from the leaves to the galls. The highest values in the relation C/N for the *A. peregrina* var. *falcata* were observed in the galls from December to February and in April and May. The highest tannin values of *D. furfuracea* were observed in both non-infested and infested leaves; we didn't observe a pattern to explain the relationship C/N in this species. The gall-inducing insect is *Bruggmanniella duguetiae* (Diptera: Cecidomyiidae). The obtained results demonstrated that the nutritional hypothesis is not applied to the *Cerrado* species *A. peregrina* var. *falcata* and *D. furfuracea*.

Key words: Cerrado, galls, nutritional hypothesis, insect-plant interactions.

INTRODUÇÃO

O cerrado tem sido objeto de estudo de muitos pesquisadores sob vários aspectos, como fisionomias, solo, fauna, flora e ecologia química, com raros trabalhos envolvendo plantas que apresentam galhas (Urso-Guimarães & Scareli-Santos 2006, Scareli-Santos *et al.* 2006, Oliveira & Isaias 2009).

As galhas são estruturas originadas por desenvolvimento patológico de células ou tecidos vegetais sob influência de indutores, como algas, líquenes, bactérias, fungos, vírus, ácaros, nematóides e, em sua grande maioria, insetos (Mani 1964). Entre a planta hospedeira e o indutor, são estabelecidas associações onde se observa o crescimento anormal de tecidos em resposta a um estímulo específico do galhador. Desse modo, os galhadores possuem a habilidade de estimular o crescimento e o

desenvolvimento dos tecidos vegetais (Hartley 1998). Uma vez estabelecida, a galha forma uma cápsula que protege, parcialmente, o indutor da perda de água e do ataque de parasitóides, além de fornecer-lhe alimento, o que implica, para a planta, em perda de substâncias, alterações no fluxo de seiva e mudanças na arquitetura da planta hospedeira (Mani 1964).

Os galhadores induzem uma re-organização do tecido vegetal, formando estruturas morfológica e quimicamente diferentes do tecido sadio, além das modificações na estrutura da galha. Em vários exemplos, as galhas apresentam percentuais de compostos fenólicos superiores aos observados nos tecidos sadios da planta hospedeira (Formiga *et al.* 2009), que podem estar localizados nos tecidos epidérmico, parenquimático e nutritivo das galhas (Motta *et al.* 2005, Oliveira *et al.* 2006, Scareli-Santos &

1. Parte da tese de doutorado da primeira autora.

2. Universidade Federal de Goiás, Campus Jataí. BR 364, Km 192, n.3800, Caixa Postal 03, Setor Industrial, CEP 75800-000, Jataí, GO, Brasil.

3. Setor de Botânica, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. Universidade de São Paulo, Av., Bandeirantes 3900, CEP 14040-901 Ribeirão Preto, SP, Brasil.

* Autor para contato. E-mail: emvarand@ffclrp.usp.br

Varanda 2008). Esta constatação sugere que os insetos galhadores sequestram compostos fenólicos (Abrahamson *et al.* 1991, Hartley 1992). Estes compostos estão relacionados com a diminuição da mortalidade dos insetos galhadores por infecções causadas por fungos e a proteção dos indutores contra o ataque de parasitóides. Além das substâncias fenólicas, os insetos indutores podem modificar qualitativa e quantitativamente os nutrientes presentes no tecido galígeno (Hartley 1998). Segundo a hipótese nutricional de Price *et al.* (1986, 1987), os insetos galhadores são privilegiados porque se alimentam de tecidos relativamente ricos em nutrientes e com baixo percentual de compostos secundários, quando comparados com os tecidos saudáveis da planta hospedeira.

Este trabalho se propõe a responder as seguintes perguntas: 1. Como varia o balanço Carbono (C)/ Nitrogênio (N) nos sistemas galhador-planta hospedeira para as espécies do Cerrado *Anadenanthera peregrina* var. (L.) Speg var. *falcata* (Benth.) Altschul (Fabaceae) e *Duguetia furfuracea* (A. St.-Hil.) Benth. and Hook. f. (Annonaceae)? 2. A hipótese nutricional de Price *et al.* (1986, 1987) se aplica a estes dois sistemas?

MATERIAL E MÉTODOS

O material foi coletado na Reserva de Cerrado Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga, localizada no Município de Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brasil (21°35'S e 47°35'W). A região apresenta clima tipo Cwag' de Köppen, precipitação anual de 1.500 mm, altitudes variando de 590 a 740 m e solo tipo latossolo amarelo. A reserva tem 1060 ha de área, sendo 98% representado por diferentes fisionomias de vegetação de Cerrado (Campo Cerrado, Cerrado *stricto sensu* e Cerradão) (Pires-Neto *et al.* 2005).

Folhas maduras, ou seja, folhas totalmente expandidas localizadas nos terceiro e quarto nós, dos ramos de *Anadenanthera peregrina* var. *falcata* (Fabaceae, voucher 05321 SPFR) e *Duguetia furfuracea* (Annonaceae, voucher 05328 SPFR), infestadas ou não por galhas, foram coletadas aleatoriamente no Cerrado *stricto sensu* e secas à sombra. Após a secagem do material, foi realizada a retirada das galhas presentes nas folhas infestadas e todo o material foi pulverizado em moinho semi-industrial. O período de coletas variou segundo a ocorrência das galhas, sendo de dezembro a maio para as galhas cônicas de *A. peregrina* var. *falcata* e em todos os meses do ano para as galhas globóides de *D. furfuracea*.

Para as análises quantitativas, utilizou-se o método de Buysse & Mercky (1993), para açúcares solúveis, o de Hagerman & Butler (1978), para taninos, e o método de Yeomans & Bremner (1988), para carbono. A relação C/N foi estimada dividindo-se os valores percentuais de carbono pelos valores obtidos para nitrogênio, analisados pelo método de Kjeldhal (Allen *et al.* 1974). Os resultados foram comparados mês a mês entre os três grupos amostrados: folhas não infestadas por galhas, folhas infestadas (parte do limbo que se encontrava sem as ga-

lhas) e galhas das duas espécies estudadas. O tratamento estatístico consistiu de análise de variância (Anova on Ranks) não paramétrica, pelo método de Kruskal Wallis (programa estatístico SigmaStat - Jandel Scientific Corporation versão 1.0; $p \leq 0,0001$).

RESULTADOS

Anadenanthera peregrina var. *falcata* (Fabaceae)

Não foram observadas diferenças significativas entre folhas não infestadas e infestadas quanto aos teores de nitrogênio, açúcares e taninos. As galhas, induzidas por *Schizomia* sp (Diptera: Cecidomyiidae) apresentaram menores teores de nitrogênio e maiores percentuais de açúcares e de taninos que os observados nas folhas não infestadas e infestadas (Tab. 1).

Os teores de carbono encontrados para as folhas infestadas, as folhas não infestadas e as galhas não apresentaram variações significativas ao longo dos meses, com exceção de dezembro, quando observamos altos percentuais para as galhas e para as folhas não infestadas (Tab. 1).

A relação C/N para as folhas não infestadas apresentou valores entre 15,70 e 26,90, sem variações significativas ao longo dos meses, com exceção de abril, que apresentou um valor significativamente menor. Para as folhas infestadas, obteve-se valores entre 15,30 e 21,40 sendo que o único valor significativamente maior foi observado em janeiro. As galhas apresentaram valores para a relação C/N de 23,90 a 55,10, sendo os menores valores obtidos em janeiro e março. Comparando-se as folhas não infestadas e as infestadas, não se observou diferenças significativas. Em janeiro e março, os valores da relação C/N para folhas infestadas e galhas não apresentaram diferenças significativas. Entretanto, em março, período de maior infestação, como descrito por Scareli-Santos (2001), observamos um valor significativamente menor, para as galhas, que nos demais períodos (Tab. 1).

Duguetia furfuracea (Annonaceae)

Os teores de nitrogênio para as folhas não infestadas, infestadas e galhas não apresentaram diferenças significativas ao longo do período amostrado (janeiro a dezembro) e entre os grupos analisados. Não foram observadas diferenças entre os meses quanto aos percentuais de açúcares para as folhas não infestadas, infestadas e galhas. Entretanto, os teores de açúcares para as galhas foram significativamente inferiores aos observados nas folhas não infestadas e infestadas de janeiro a dezembro (Tab. 2). As galhas de *D. furfuracea* foram induzidas por *Bruggmanniella duguetiae* (Diptera: Cecidomyiidae).

Analisando-se os teores de taninos para as folhas não infestadas e infestadas, observamos a formação de dois grupos: um formado pelos meses de novembro a

Tabela 1. Valores percentuais de nitrogênio, açúcares, taninos, carbono e relação C/N em folhas não infestadas, folhas infestadas e galhas de *Anadenanthera peregrina* var. *falcata* (Fabaceae)*.

	Dezembro	Janeiro	Fevereiro	Março	Abril	Mai
% Nitrogênio						
Folhas não infestadas	2,39 ^{a1}	2,30 ^{a1}	2,20 ^{a1}	2,18 ^{a1}	2,79 ^{a1}	2,24 ^{a1}
Folhas infestadas	2,90 ^{a1}	3,01 ^{a1}	2,35 ^{a1}	3,03 ^{a1}	2,54 ^{a1}	2,54 ^{a1}
Galhas	1,57 ^{b2}	1,33 ^{b2}	1,10 ^{b2}	1,82 ^{b2}	0,33 ^{c2}	1,22 ^{b2}
% Açúcar solúvel						
Folhas não infestadas	12,90 ^{a1}	12,70 ^{a1}	12,50 ^{a1}	14,70 ^{a1}	12,60 ^{a1}	12,10 ^{a1}
Folhas infestadas	14,50 ^{a1}	15,70 ^{a1}	15,80 ^{a1}	15,01 ^{a1}	14,50 ^{a1}	13,40 ^{a1}
Galhas	21,90 ^{b2}	21,50 ^{b2}	21,90 ^{b2}	20,40 ^{b2}	20,90 ^{b2}	20,20 ^{b2}
% Tanino						
Folhas não infestadas	1,56 ^{a1}	2,47 ^{a1}	1,85 ^{a1}	2,40 ^{a1}	1,60 ^{a1}	2,27 ^{a1}
Folhas infestadas	1,44 ^{a1}	2,47 ^{a1}	1,64 ^{a1}	2,35 ^{a1}	1,76 ^{a1}	2,04 ^{a1}
Galhas	4,17 ^{b2}	3,66 ^{b2}	6,20 ^{b2}	4,74 ^{b2}	6,15 ^{b2}	5,99 ^{b2}
% Carbono						
Folhas não infestadas	62,60 ^{a1}	54,00 ^{b1}	51,80 ^{b1}	50,60 ^{b1}	42,10 ^{b1}	44,20 ^{b1}
Folhas infestadas	51,30 ^{b2}	45,40 ^{b2}	15,80 ^{b2}	19,30 ^{b2}	50,00 ^{b2}	41,10 ^{b2}
Galhas	65,50 ^{a1}	50,90 ^{b1}	43,70 ^{b1}	38,50 ^{b1}	46,40 ^{b1}	51,50 ^{b1}
C/N						
Folhas não infestadas	26,90 ^{a1}	22,10 ^{a1}	25,00 ^{a1}	23,80 ^{a1}	15,70 ^{b2}	16,70 ^{a1}
Folhas infestadas	17,00 ^{a1}	21,40 ^{a1}	15,80 ^{a2}	19,30 ^{a1}	18,30 ^{a2}	15,30 ^{a1}
Galhas	42,20 ^{d3}	34,10 ^{d1}	48,40 ^{d3}	23,90 ^{d1}	55,10 ^{d3}	45,50 ^{d3}

* Os valores foram obtidos de dezembro a maio por se tratar de planta que perde as folhas no período mais seco.

Os valores medianos seguidos de letras diferentes na mesma linha indicam diferenças significativas entre os meses.

Valores medianos seguidos de números diferentes na coluna indicam que existem diferenças significativas entre folhas não infestadas, infestadas e galhas. Kruskal-Wallis One Ways Analysis of Variance on Ranks ($p < 0,0001$).

março e o mês de maio, cujos valores variaram de 2,29 a 2,58%, para folhas não infestadas, e 1,80 a 2,99%, para folhas infestadas. Este grupo apresentou valores significativamente menores ao observado no segundo grupo, que corresponde aos meses de abril e ao período de junho a outubro, com percentuais de 3,96 a 4,50%, para folhas não infestadas, e 3,48 a 4,19%, para folhas infestadas. Para as galhas, os valores oscilaram de 1,48 a 2,28%, não apresentaram diferenças ao longo dos

meses amostrados e foram significativamente menores aos observados nas folhas (Tab. 2).

Os percentuais de carbono para folhas não infestadas e folhas infestadas não apresentaram diferenças significativas ao longo dos meses de janeiro a dezembro. O percentual de carbono obtido para as galhas não apresentou diferenças significativas entre as folhas não infestadas, infestadas e galhas de janeiro a novembro. Em dezembro, foi significativamente maior nas galhas em

Tabela 2. Valores percentuais de nitrogênio, açúcares, taninos, carbono e relação C/N em folhas não infestadas, folhas infestadas e galhas de *Duguetia furfuracea* (Annonaceae).

	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
% Nitrogênio												
Folhas não infestadas	1,57 ^{b1}	1,89 ^{b1}	1,68 ^{b1}	1,81 ^{b1}	1,68 ^{b1}	1,82 ^{b1}	1,71 ^{b1}	1,90 ^{b1}	1,82 ^{b1}	1,85 ^{b1}	1,78 ^{b1}	1,86 ^{b1}
Folhas infestadas	1,84 ^{b1}	2,01 ^{b1}	2,05 ^{b1}	1,91 ^{b1}	1,72 ^{b1}	1,92 ^{b1}	2,27 ^{b1}	1,73 ^{b1}	1,85 ^{b1}	1,65 ^{b1}	1,56 ^{b1}	2,00 ^{b1}
Galhas	2,32 ^{b1}	2,11 ^{b1}	2,11 ^{b1}	2,06 ^{b1}	1,65 ^{b1}	1,74 ^{b1}	2,08 ^{b1}	1,63 ^{b1}	1,91 ^{b1}	1,95 ^{b1}	2,18 ^{b1}	2,24 ^{b1}
% Açúcar solúvel												
Folhas não infestadas	7,40 ^{b1}	6,88 ^{b1}	8,63 ^{b1}	6,99 ^{b1}	6,32 ^{b1}	7,73 ^{b1}	7,81 ^{b1}	9,02 ^{b1}	6,84 ^{b1}	9,91 ^{b1}	9,09 ^{b1}	8,82 ^{b1}
Folhas infestadas	7,18 ^{b1}	8,25 ^{b1}	7,81 ^{b1}	8,84 ^{b1}	7,58 ^{b1}	6,47 ^{b1}	7,78 ^{b1}	9,17 ^{b1}	8,73 ^{b1}	8,83 ^{b1}	7,93 ^{b1}	8,84 ^{b1}
Galhas	5,15 ^{b2}	4,43 ^{b2}	5,89 ^{b2}	4,67 ^{b2}	4,86 ^{b2}	4,12 ^{b2}	5,74 ^{b2}	6,27 ^{b2}	5,27 ^{b2}	5,31 ^{b2}	5,58 ^{b2}	5,80 ^{b2}
% Tanino												
Folhas não infestadas	2,56 ^{b1}	2,37 ^{b1}	2,50 ^{b1}	3,96 ^{b1}	2,44 ^{b1}	3,15 ^{b1}	3,81 ^{b1}	3,34 ^{b1}	3,30 ^{b1}	4,50 ^{b1}	2,29 ^{b1}	2,58 ^{b1}
Folhas infestadas	2,34 ^{b1}	2,81 ^{b1}	2,78 ^{b1}	3,48 ^{b1}	2,65 ^{b1}	3,65 ^{b1}	3,49 ^{b1}	3,63 ^{c2}	3,91 ^{b1}	4,19 ^{b1}	1,80 ^{b1}	2,99 ^{b1}
Galhas	1,48 ^{d2}	1,52 ^{d2}	2,28 ^{d2}	1,78 ^{d2}	1,61 ^{d2}	1,87 ^{d2}	1,90 ^{d2}	1,50 ^{d3}	1,41 ^{d2}	1,68 ^{d2}	1,97 ^{d2}	1,89 ^{d2}
% Carbono												
Folhas não infestadas	42,60 ^{b1}	44,80 ^{b1}	44,40 ^{b1}	44,20 ^{b1}	44,90 ^{b1}	44,70 ^{b1}	45,80 ^{b1}	43,20 ^{b1}	44,50 ^{b1}	44,60 ^{b1}	48,30 ^{b1}	57,00 ^{b1}
Folhas infestadas	41,80 ^{b1}	39,60 ^{b1}	43,90 ^{b1}	43,30 ^{b1}	44,30 ^{b1}	44,20 ^{b1}	42,80 ^{b1}	43,00 ^{b1}	43,10 ^{b1}	48,90 ^{b1}	52,00 ^{b1}	55,90 ^{b1}
Galhas	43,40 ^{b1}	42,50 ^{b1}	42,40 ^{b1}	43,50 ^{b1}	43,90 ^{b1}	44,40 ^{b1}	42,60 ^{b1}	42,60 ^{b1}	44,00 ^{b1}	49,70 ^{b1}	51,40 ^{b1}	54,30 ^{b2}
C/N												
Folhas não infestadas	25,70 ^{b1}	25,60 ^{b1}	26,50 ^{b1}	24,90 ^{b1}	26,30 ^{b1}	23,00 ^{b1}	25,00 ^{b1}	22,50 ^{b1}	24,40 ^{b1}	25,10 ^{b1}	26,30 ^{b1}	31,90 ^{b1}
Folhas infestadas	22,90 ^{a2}	21,70 ^{b1}	20,80 ^{a2}	22,40 ^{a2}	26,00 ^{b1}	23,30 ^{b1}	20,00 ^{b1}	24,60 ^{b1}	22,50 ^{b1}	26,80 ^{b1}	33,30 ^{b1}	28,70 ^{b1}
Galhas	18,70 ^{a2}	20,40 ^{b1}	19,00 ^{a2}	21,20 ^{a2}	26,70 ^{b1}	25,00 ^{b1}	20,50 ^{b1}	26,80 ^{b1}	22,70 ^{b1}	28,00 ^{b1}	24,90 ^{b1}	33,70 ^{b1}

Os valores medianos seguidos de letras diferentes na mesma linha indicam diferenças significativas entre os meses.

Valores medianos seguidos de números diferentes na coluna indicam que existem diferenças significativas entre folhas não infestadas, infestadas e galhas. Kruskal-Wallis One Ways Analysis of Variance on Ranks ($p < 0,0001$).

relação às folhas infestadas e não infestadas (Tab. 2).

Os valores da relação C/N para as folhas não infestadas e para as galhas não apresentaram diferenças significativas entre os meses. As folhas infestadas, apenas no mês de novembro, apresentaram um valor significativamente maior da relação C/N que nos demais meses. Comparando-se folhas não infestadas, infestadas e galhas não foram observadas diferenças significativas em fevereiro e no período de maio a dezembro. Os valores obtidos para as galhas nos meses de janeiro, março e abril foram significativamente menores aos observados nas folhas não infestadas, mas não diferiram dos obtidos para as folhas infestadas.

DISCUSSÃO

Balanço C/N nos sistemas galhador-planta hospedeira

Os valores da relação C/N obtidos para *A. peregrina* var. *falcata* revelaram-se altos nas galhas, evidenciando um incremento de compostos a base de carbono nos tecidos galígenos, na forma de taninos e de açúcares solúveis (Tab. 1). As espécies de Cerrado vivem em solos pobres e essa menor disponibilidade de nutrientes resulta em uma alta relação C/N, já salientado por diversos autores, entre eles Loveless (1962) e Salatino (1993), desde que Arens (1958) propôs a teoria do escleromorfismo oligotrófico para este tipo de vegetação.

Tripp *et al.* (1992) afirmam existir uma relação direta e negativa entre infestação de insetos e os valores da relação C/N. Em *A. peregrina* var. *falcata*, Scareli-Santos (2001) observou-se maior infestação por galhas no mês de março. O menor valor da relação C/N observado para as galhas neste mesmo mês, no entanto, não teve diferença estatística em relação aos demais meses.

D. furfuracea apresenta uma infestação contínua em todos os meses do ano, sendo que no período de seca ocorre menor número de novas galhas (Scareli-Santos 2001). Observamos a falta de um padrão que correlacione os valores da relação C/N com o período do ano e/ou entre as folhas não infestadas, folhas infestadas e galhas. Para o sistema *D. furfuracea* e seu inseto galhador *Bruggmanniella duguetiae* (Urso-Guimarães & Amorim 2003), não é possível afirmar que um maior investimento em compostos a base de carbono podem alterar o período de infestação por galhas.

A hipótese do balanço C/N é uma forma de interpretação do uso dos recursos disponíveis pelas plantas, na qual é avaliada a composição química das plantas. Entretanto, entender as vias biossintéticas de produção dos metabólitos secundários possibilita um refinamento dos resultados obtidos nos estudos de herbivoria (Lerdau & Coley 2002). O objetivo maior desta hipótese está na busca de um modelo ecológico que avalie como ocorre a alocação dos recursos pelos vegetais. Para estas espécies de Cerrado é necessário um estudo mais detalhado das vias de produção dos compostos de defesa e nutrição

vegetal relacionando os resultados com as estações do ano e as adaptações ao ambiente de cerrado.

Hipótese nutricional de Price et al. (1986 e 1987) e os sistemas galhador-planta hospedeira

Dentre as hipóteses propostas para explicar a adaptabilidade dos galhadores às suas plantas hospedeiras, destaca-se a hipótese nutricional, segundo a qual os insetos galhadores apresentam uma vantagem sobre os demais herbívoros por se alimentarem de um tecido rico em nutrientes a base de nitrogênio (Price *et al.* 1986, 1987). Os resultados obtidos para *A. peregrina* var. *falcata* e para *D. furfuracea*, quanto aos teores de nitrogênio, não permitem aceitar esta hipótese. No entanto, os percentuais de açúcares sugerem um desvio destas substâncias das folhas para as galhas de *A. peregrina* var. *falcata*, o que não foi observado para *D. furfuracea*.

Outros autores encontraram resultados semelhantes, como Hartley (1998), em seu estudo com onze espécies vegetais hospedeiras de galhas no Reino Unido, e Skuhravý *et al.* (1980), em três espécies hospedeiras. Os resultados obtidos para *A. peregrina* var. *falcata* também corroboram com os de Brewer *et al.* (1987) obtidos para as galhas de *Janetiella* spp. (Cecidomyiidae) em *Pinus edulis* (Pinaceae).

Muitos outros autores tentaram explicar os baixos teores de nitrogênio em tecidos da galha. Larson & Whitman (1991) avaliaram a hipótese nutricional para o sistema *Pemphigus betae/Populus angustifolia* (Salicaceae) e verificaram que os insetos interceptam nutrientes diferencialmente de acordo com a localização da galha. As que estão situadas na base das folhas apresentam 29% de desvio de nutrientes das partes vizinhas, enquanto as galhas da porção distal da folha desviam apenas 7%. Para Brewer *et al.* (1987), os níveis de nitrogênio presentes nos tecidos das galhas são menores porque parte da reserva foi transferida para o inseto indutor quando este se alimentou dos tecidos galígenos.

Em *A. peregrina* var. *falcata* há também uma drenagem de carbono para as galhas que, além de ser utilizado na síntese de taninos, provavelmente participam da síntese de açúcares solúveis. As substâncias taníferas possuem a propriedade de formar complexos com as proteínas vegetais fazendo com que estas se precipitem ou de precipitar as enzimas digestivas, como celulasas, pectinases e amilases, consistindo em um mecanismo anti-herbivoria muito importante (Rhoades & Cates 1976). Os taninos também estão relacionados com a proteção da parede vegetal contra o ataque de microorganismos (Langeheim *et al.* 1986). Desse modo, a alta concentração de taninos nas galhas favorece a sobrevivência dos insetos galhadores, uma vez que diminui a eficácia do ataque de seus inimigos naturais e a proliferação de fungos que podem eliminar o galhador. Ao se alimentar do tecido vegetal, o inseto galhador estimula a divisão celular em galhas jovens que apresentam altos níveis de atividade enzimática e de síntese proteica (Abrahamson *et al.*

1991), alterando morfológica (Scareli-Santos & Varanda 2003) e quimicamente os tecidos da galha (Hartley 1998). Assim como os taninos, outros compostos também apresentam carbono em sua composição e estes podem estar associados com o aspecto nutricional da galha e/ou galhador na forma de açúcares, lipídios, ácidos aminados etc, e também com o aspecto de defesa contra patógenos e predadores.

Os percentuais de carbono para folhas não infestadas e galhas em *A. peregrina* var. *falcata*, obtidos em dezembro, são significativamente mais altos que as folhas infestadas. Estes resultados indicam possivelmente uma realocação de compostos a base de carbono, das folhas infestadas para as galhas, no mês de início do estabelecimento das galhas cônicas. Sua função estaria relacionada com a proteção contra a ação de patógenos na fase inicial do desenvolvimento da galha, fase crítica caracterizada pela maior ocorrência de fatores de mortalidade do galhador (Fernandes *et al.* 2000).

Não foi observada uma relação direta entre os percentuais de taninos e os de carbono para as folhas não infestadas, folhas infestadas e galhas de *A. peregrina* var. *falcata*. Comportamento semelhante foi observado para *D. furfuracea*, que poderá ser explicado futuramente com estudos quantitativos de outros compostos a base de carbono como ligninas, quinonas e flavonóis, os quais ocorrem em concentrações elevadas nos tecidos vegetais e também atuam como desencorajadores dos herbívoros (Harbone 1988). A alocação de recursos pela planta hospedeira para seu crescimento ou reprodução influencia na relação C/N. Em condições favoráveis, as plantas destinam, preferencialmente, carbono para o seu crescimento. Entretanto, a deficiência de nutrientes limita o crescimento onde grande parte dos hidratos de carbono produzidos com essa finalidade não é utilizada e esse excesso favorece a síntese e estocagem de substâncias secundárias como polifenóis (Herms & Mattson 1992).

CONCLUSÕES

Com os resultados obtidos no presente trabalho concluímos que os maiores valores da relação C/N para *A. peregrina* var. *falcata* foram obtidos nas galhas; os menores valores foram observados para as folhas não infestadas, folhas infestadas e galhas coletadas no mês de maior infestação, o que evidencia uma relação direta e negativa entre infestação de insetos e os valores da relação C/N. Para *D. furfuracea* não existe um padrão temporal para explicar a relação C/N. A hipótese nutricional de Price *et al.* (1986 e 1987) não se aplica para o sistema *A. peregrina* var. *falcata* e *D. furfuracea*-galhadores.

AGRADECIMENTOS

As autoras agradecem ao engenheiro florestal Heverton José Ribeiro (Secretaria de Meio Ambiente/Instituto Florestal), por permitir a realização das coletas na Reserva de Cerrado Pé-de-Gigante; à Dra Cecília N. K. Suda

(Departamento de Biologia FFCLRP/USP), pelo auxílio na técnica de quantificação dos açúcares solúveis; à Dra Maria Virgínia Urso-Guimarães (Departamento de Biologia FFCLRP/USP), pela identificação dos indutores; ao técnico José Ricardo Barosela, pelo apoio no campo e no laboratório; a Capes e Fapesp (processo: 96/8148-0), pelo apoio financeiro, e aos dois revisores anônimos pelos comentários e correções.

REFERÊNCIAS

- ABRAHAMSON, W.G., MCCREA, K.D., WHITWELL, A.J. & VERNIERI, L.A. 1991. The role of phenolic in goldenrod ball gall resistance. *Biochemical Systematics and Ecology*, 19(8): 615-622.
- ALLEN S.E., GRIMSHAW, H.M., PARKINSON, J.A. & QUARMBY, C. 1974. *Chemical analysis of ecological materials*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 565p.
- ARENS, K. 1958. O cerrado como vegetação oligotrófica. *Boletim da Faculdade Filosofia, Ciências e Letras, Universidade São Paulo, Botânica*, 15: 69-77.
- BREWER, J.W., BISHOP, J.N. & SKUHRAVÝ, V. 1987. Levels of foliar chemicals in insect-induced galls (Diptera: Cecidomyiidae). *Journal Applied Entomology*, 104: 504-510.
- BUYSSE, J. & MERCKY, R. 1993. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 44(267): 1627-1629.
- FERNANDES, G.W., CORNELISSEN, T. G., ISAIAS, R. M. S. & LARA, T. A. F. 2000. **Plants fight gall formation: Hypersensitivity**. *Ciência e Cultura*, 52(1): 49-54.
- FORMIGA, A.T., GONÇALVES, S.J.M., 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 Botanica Brasilica*, 23: 93-99.
- HAGERMAN, A.E. & BUTLER, L.G. 1978. **Protein precipitation method** for the quantitative determination of tannins. *Journal Agriculture & Food Chemical*, 26(4): 809-812.
- HARBONE, J. B. 1988. *Introduction to ecological biochemistry*. 3ª. ed. London: Academic Press. 356 p.
- HARTLEY, S.E. 1992. The insect galls on willow. *Proceeding of the Royal Society of Edinburgh*, 98B: 91-104.
- HARTLEY, S.E. 1998. The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former? *Oecologia*, 113: 492-501.
- HERMS, D.A. & MATTSON, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3): 283-335.
- LANGENHEIM, J.H., MACEDO, C.A., ROSS, M.K. & STUBBLEBINE, W.H. 1986. Leaf development in the tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. *Biochemical Systematic and Ecology*, 14(1): 51-59.
- LARSON, K.C. & WHITHAM, T.G. 1991. Manipulation of food resources by a gall-forming aphid: the physiology of sink-source interactions. *Oecologia*, 88: 15-21.
- LERDAU, M. & COLEY, P.D. 2002. Benefits of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Oikos*, 98(3): 534-536.
- LOVELESS, A.R. 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophyly. *Annals of Botany*, 26: 551-556.
- MANI, M.S. 1964. *Ecology of plant galls*. The Hague, The Netherlands: W. Junk. 434 p.
- MOTTA, L.B., KRAUS, J.E., SALATINO, A. & SALATINO, M.L. 2005. Distribution of metabolites in galled and non-galled foliar tissues of *Tibouchina pulchra*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 33: 971-981.

- OLIVEIRA, D.C. & ISAIAS, R.M.S. 2009. Influence of leaflet age in anatomy and possible adaptive values of the midrib gall of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Revista de Biologia Tropical*, 57: 293-302.
- OLIVEIRA, D.C., CHRISTIANO, J.C.S., SOARES, G.L.G. & ISAIAS, R.M.S. 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.
- PIRES-NETO, A.G., ROCHA, H.R., COOPER, M. & SHIDA, C.N. 2005. Fisiografia da região. In: V.R. PIVELLO & VARANDA, E.M (Eds) *O Cerrado Pé-de-Gigante Parque Estadual de Vassununga: Ecologia e Conservação*. São Paulo: Imprensa Oficial. 312p.
- PRICE, P. W.; FERNANDES, G. W. & WARING, G. L. 1987. Adaptive nature of insect galls. *Forum: Environmental Entomology*, 16: 15-24.
- RHOADES, D.F. & CATES, R.G. 1976. Toward a General Theory of Plant Antiherbivore Chemistry. In: J. W. WALLACE & MANSELL, R.L. (Eds) *Biochemical interactions between plants and insects*. New York: Plenum Press. 425p.
- SALATINO, A. 1993. Chemical ecology and the theory of oligotrophic scleromorphism. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 65: 1-13.
- SCARELI-SANTOS, C. 2001. *Avaliação de sistema galhador-planta hospedeira em ambiente de cerrado: aspectos morfo-anatômicos e fitoquímicos*. 123f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 2001.
- SCARELI-SANTOS, C. & VARANDA, E.M. 2003. Morphological study of healthy tissues and leaf galls of *Duguetia furfuracea* (A. St.-Hil.) Benth. & Hook. f. (Annonaceae). *Phytomorphology*, 53: 299-307.
- SCARELI-SANTOS, C. & VARANDA, E.M. 2008. **Anatomy of foliar galls of *Pouteria torta* (Sapotaceae) induced by *Youngomya* sp. Nov. (Diptera, Cecidomyiidae)**. *Phytomorphology*, 58: 139-144.
- SCARELI-SANTOS, C., URSO-GUIMARÃES, M.V. & VARANDA, E.M. 2006. Galhas, galhadores e insetos associados. In: PIVELLO, V. R. & VARANDA, E. M. (Eds.) *O Cerrado Pé-de-Gigante, Parque Estadual de Vassununga, SP - Ecologia e conservação*. São Paulo: Empresa Oficial do Estado de São Paulo e Secretaria de Meio Ambiente. 312p.
- SKUHRAVÝ, V., SKUHRAVÁ, M & BREWER, J.W. 1980. **Evaluation of plant damage caused by three species of gall midges (Diptera: Cecidomyiidae)**. *Journal Applied Entomology*, 90: 184-190.
- URSO-GUIMARÃES, M. V., AMORIM, D.S. 2004. Two new species of *Bruggmanniella* Tavares, 1909 (Diptera: Cecidomyiidae) from Brazil. *Studia Dipterologica*, 11: 429-436.
- URSO-GUIMARÃES & SCARELI-SANTOS, C. 2006. Galls and gall makers in plants from Pé-de-Gigante cerrado reserve, Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67: 357-369.
- YEOMANS, J.C. & BREMNER, J.M. 1988. **A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil**. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 19(13): 1461-1476.