

Hipóteses sobre a riqueza de insetos galhadores: uma revisão considerando os níveis intra-específico, interespecífico e de comunidade

Hypotheses for the richness of gall insects: a review considering the intra-specific, inter-specific and community levels

Tomás Fleck

Carlos Roberto Fonseca¹
cfonseca@unisinos.br

Resumo

Na literatura existem várias hipóteses que buscam explicar os padrões globais, regionais e locais de riqueza de insetos associados a plantas. Estas hipóteses podem ser consideradas em diferentes níveis ecológicos, podendo explicar variações no número de espécies de insetos associados a indivíduos ou populações de uma mesma espécie hospedeira, a diferentes espécies hospedeiras ou ainda a diferentes comunidades. Contudo, os padrões de riqueza encontrados em cada um destes níveis são os resultados de processos ecológicos distintos, assim cada hipótese apresenta particularidades quanto a sua aplicação dependendo dos processos que esta considera e das características do grupo de insetos a ser trabalhado. Este trabalho tem como objetivo expor as hipóteses que vêm sendo utilizadas para explicar a riqueza de espécies de insetos associados a plantas, identificando a validade e o status do uso de cada hipótese nos níveis intra-específico, interespecífico e de comunidade, para o sistema galhador-planta. Nesta revisão são explicitamente enunciadas 13 hipóteses considerando os níveis de organização ecológica. Esta abordagem representa um avanço, pois possibilita uma análise objetiva do que tem sido realizado na área e uma clara visualização das lacunas na literatura. Poucas hipóteses foram suficientemente testadas em todos os níveis, principalmente nos níveis intra-específico e interespecífico. Assim fica evidente que ainda é cedo para alcançarmos uma síntese geral que explique os padrões de riqueza de insetos galhadores em todos os níveis. Espera-se que esta revisão, ao enunciar as hipóteses nos diferentes níveis, colabore no desenvolvimento da área, apontando direções para trabalhos futuros.

Palavras-chave: insetos galhadores, padrões de riqueza, hipóteses.

Abstract

In the literature there are several hypotheses that try to explain the patterns of global, regional and local richness of insects associated to plants. These hypotheses can be

¹ Laboratório de Interação Animal-Planta,
Universidade do Vale do Rio dos Sinos,
São Leopoldo, RS, Brasil, CEP. 93020 000.

recognized in different ecological levels, explaining variations in the number of insects associated to individuals or populations of same host species, to different host species, and to different communities. However, the patterns of richness found in each of these levels are result of distinct ecological processes, thus each hypothesis has particularities related to its application depending on the processes considered and on the characteristics of the insect taxa. The objective of this review is to expose the hypotheses that have been used to explain the richness patterns of insects associated to plants, identifying the validity and the use status of each hypothesis in the intraespecific, interespecific, and community levels to gall insect – plant systems. In this review are explicitly enunciated 13 hypotheses considering the levels of ecological organization. This way of view represents a progress because it makes possible an objective analysis of what has been made in the field and a clear visualization of the gaps in the literature. Few hypotheses were enough tested in all levels, mostly in the intraespecific and interespecific levels. Thus it is evident that it is early to reach a general synthesis that explains the patterns of gall insects' richness in all levels. This review expects, when enunciating the hypotheses in the different levels, to collaborate to the development of the field pointing directions to future studies.

Key words: gall insect, richness patterns, hypothesis.

Introdução

Um dos grandes objetivos da ecologia é explicar os padrões de abundância e distribuição de espécies na natureza (Birch, 1957; Wallace, 1876; Fischer, 1960). Em particular, várias hipóteses foram formuladas buscando explicar os padrões globais, regionais e locais de riqueza de insetos associados a plantas já que esse grupo de organismos é de grande relevância para a biodiversidade global. A riqueza desses insetos, no entanto, pode ser considerada em diferentes níveis ecológicos: no nível intra-específico, corresponde ao número de espécies relacionadas a indivíduos de uma mesma espécie de planta; no nível interespecífico, no qual é considerado o número de espécies associadas a diferentes espécies de plantas; e no nível de comunidade, quando considera o número de espécies de insetos co-ocorrentes em uma determinada área geográfica. Os padrões de riqueza encontrados em cada um desses níveis são os resultados de diferentes processos evolutivos e ecológicos.

Os processos que determinam os padrões de riqueza no nível intra-específico acontecem no tempo ecológico. Variações genéticas entre indivíduos de uma mesma espécie e fatores ambientais atuando sobre a distribuição, a abundância e o fenótipo das plantas

geram diferenças intraespecíficas que possibilitam que os indivíduos hospedem diferentes números de espécies de insetos (Price, 1991; Svata e Collinge, 1992; Schowalter, 2000).

Por sua vez, os padrões de riqueza interespecíficos são resultados de processos que ocorrem no tempo evolutivo, sendo influenciados pela colonização de novas espécies hospedeiras, a geração de novas espécies de insetos e a extinção de outras. Fatores relacionados às espécies vegetais como a distribuição geográfica, similaridades fenológicas, morfológicas e bioquímicas com outras espécies são importantes nestes processos. Segundo Southwood (1961), espécies mais comuns, com uma ampla distribuição geográfica, apresentam uma maior probabilidade de serem colonizadas por insetos. A troca de hospedeiros, um processo importante para novas colonizações (Singer, 1971; Chew, 1975), parece acontecer mais frequentemente entre espécies de plantas aparentadas ou com similaridades químicas e fenológicas (Owen e Whiteway, 1980). Contudo, existem casos em que novas interações entre insetos e plantas são puramente resultado de oportunidades ecológicas e não de oportunidades químicas e filogenéticas (Strong *et al.*, 1984).

A riqueza de insetos na comunidade é resultado da ação direta de fatores abi-

óticos, associados à latitude, à longitude e à altitude, e indireta destes, atuando sobre a riqueza, a abundância e a composição de espécies hospedeiras. Aparentemente o número de espécies de insetos está positivamente associado com a densidade de plantas (Root, 1973) e com a riqueza de plantas que representa a oferta de potenciais hospedeiros (Southwood, 1960, 1961). A composição da flora apresenta um efeito mais pronunciado sobre a riqueza de insetos especialistas como, por exemplo, insetos galhadores (Veldtman e McGeoch, 2003).

Assim, cada hipótese apresenta particularidades quanto a sua aplicação dependendo dos processos que esta considera e das características do grupo de insetos a ser trabalhado. Insetos galhadores são herbívoros que representam um extremo do gradiente especialista-generalista, sendo extremamente específicos em relação à escolha do hospedeiro (Fernandes e Price, 1992; Price *et al.*, 1998). Este trabalho tem como objetivo expor as hipóteses que vêm sendo utilizadas para explicar a riqueza de espécies de insetos, identificando a validade e o status do uso de cada hipótese nos níveis intra-específico, interespecífico e de comunidade, para o sistema galhador-planta.

A seguir estão enunciadas as 13 hipóteses reconhecidas na literatura, con-

tudo, existem hipóteses que são apropriadas para os três níveis ecológicos (intra-específico, interespecífico e de comunidade), enquanto que outras se aplicam somente a dois ou um nível.

Hipótese da latitude

Nível intra-específico: *indivíduos ou populações de uma mesma espécie de planta localizados em baixas latitudes estão associados a um maior número de espécies de insetos herbívoros do que indivíduos ou populações localizadas em altas latitudes.*

Nível interespecífico: *espécies de plantas que ocorrem em baixas latitudes hospedam uma maior riqueza de insetos herbívoros do que espécies de mesma área geográfica que ocorrem em altas latitudes.*

Nível de comunidade: *comunidades vegetais localizadas em baixas latitudes hospedam uma maior riqueza de insetos herbívoros do que comunidades em altas latitudes.*

Apesar de vários autores terem documentado previamente a relação inversa entre a riqueza de espécies e a latitude (Dobzhansky, 1950; Fischer, 1960; Pianka, 1966; Rapoport, 1975), a hipótese de que a latitude influenciaria a riqueza de herbívoros associados a plantas foi proposta por Stevens (1989) que originalmente considerou esta hipótese no nível de comunidade. Como a riqueza de plantas cresce conforme diminui a latitude, se espera que a riqueza de insetos galhadores acompanhe este padrão, uma vez que um maior número de espécies vegetais representa um maior número de potenciais hospedeiros. Apesar disto, Price *et al.* (1998) e Wright e Samways (1998) não corroboram esta hipótese para insetos galhadores no nível de comunidade. Price *et al.* (1998) realizaram coletas em escala global, com uma metodologia padronizada, e sugerem que existe uma maior concentração de espécies de insetos galhadores entre as

latitudes 25° e 38° Norte e Sul, devido a presença de regiões de clima seco nestas latitudes. Wright e Samways (1998) descrevem uma maior riqueza de galhadores na vegetação entre as latitudes 30° e 40° Norte relacionada principalmente com a vegetação de *fynbos*.

Tradicionalmente esta hipótese é concebida no nível de comunidade não tendo sido testada nos níveis intra-específico e interespecífico. É necessário ressaltar que esta hipótese somente se aplica no nível intra-específico em espécies de plantas que apresentam uma ampla distribuição geográfica, possibilitando a ocorrência de indivíduos ao longo de um gradiente de latitude.

Hipótese da altitude

Nível intra-específico: *indivíduos ou populações de uma mesma espécie de planta localizadas em baixas altitudes estão associados a um maior número de espécies de insetos herbívoros do que indivíduos ou populações de plantas localizadas em altas altitudes.*

Nível interespecífico: *espécies de plantas que ocorrem em baixas altitudes hospedam uma maior riqueza de insetos herbívoros do que espécies de mesma área geográfica que ocorrem em altas altitudes.*

Nível de comunidade: *comunidades vegetais localizadas em baixas altitudes hospedam uma maior riqueza de insetos herbívoros do que comunidades em altas altitudes.*

A exemplo da hipótese anterior, a hipótese da altitude foi originalmente formulada para o nível de comunidade (Pianka, 1966). Para os insetos galhadores, a validade desta hipótese nesse nível é controversa. Fernandes e Lara (1993a) encontraram uma relação inversa entre o número de espécies de insetos galhadores e a altitude em um gradiente altitudinal de 0 a 3400 m do nível do mar, conforme o previsto pela hipótese. Entretanto Fernandes e Price

(1988), Fernandes e Lara (1993b) e Lara *et al.* (2002) descrevem o efeito da altitude sobre a riqueza de galhadores somente em ambientes xéricos, não encontrando o padrão previsto em ambientes méxicos. Segundo Lara *et al.* (2002), esta diferença no comportamento da riqueza de insetos galhadores em ambientes xéricos e méxicos sugere que a presença de vegetação esclerófila esteja exercendo um efeito mais pronunciado sobre a riqueza de galhadores do que o gradiente altitudinal em si.

A aplicabilidade da hipótese da altitude no nível intra-específico é restrita às espécies de plantas que ocorrem ao longo de um gradiente altitudinal. Nesse caso, as plantas localizadas em menores altitudes hospedariam um maior número de espécies de insetos galhadores. Na literatura, não existem trabalhos que tenham testado esta hipótese nem no nível intra-específico nem no interespecífico.

Hipótese da área geográfica

Nível intra-específico: *populações com uma grande área geográfica estão associadas a mais espécies de insetos herbívoros do que populações com uma distribuição mais restrita.*

Nível interespecífico: *espécies hospedeiras com uma grande área geográfica estão associadas a mais espécies de insetos herbívoros do que espécies com uma distribuição mais restrita.*

Nível de comunidade: *comunidades constituídas por espécies vegetais com uma ampla distribuição geográfica apresentam uma maior riqueza de insetos herbívoros associados do que comunidades compostas predominantemente por espécies vegetais de distribuição geográficas mais restritas.*

A primeira evidência da relação entre o número de espécies de insetos associados a uma planta e a sua distribuição geográfica foi descrita por Sou-

thwood (1960) em árvores do Havaí. Apesar de esta relação ser bem documentada (Strong *et al.*, 1984), poucos trabalhos testaram a hipótese da área geográfica com insetos galhadores.

Interespecificamente, a hipótese prediz que espécies vegetais com uma ampla distribuição geográfica hospedam um maior número de espécies de insetos galhadores do que espécies de distribuição restrita. Levantamentos realizados em espécies de carvalhos na América do Norte por Cornell e Washburg (1979) e em espécies de floresta tropical no México por Cuevas-Reyes *et al.* (2003) corroboram a hipótese. Já Fernandes e Price (1988) não encontraram relação entre o número de espécies de galhadores em nove espécies hospedeiras e as suas respectivas áreas de distribuição geográfica.

No nível de comunidade, as sobreposições de áreas de ocorrência de espécies com uma ampla distribuição geográfica constituiriam uma comunidade com uma alta riqueza de insetos galhadores. Contudo, não existem evidências deste efeito na literatura. Esta hipótese também não tem sido abordada no nível intra-específico.

Hipótese do isolamento taxonômico

Nível intra-específico: *indivíduos ou populações com genótipos mais frequentes apresentam um maior número de espécies de insetos herbívoros do que indivíduos ou populações com genótipos mais raros.*

Nível interespecífico: *espécies pertencentes a linhagens com mais representantes hospedam um maior número de espécies de insetos herbívoros do que espécies isoladas.*

Nível de comunidade: *comunidades constituídas por espécies vegetais pertencentes a linhagens grandes apresentam uma maior riqueza de insetos herbívoros de que comunidades constituídas por espécies taxonomicamente isoladas.*

Para o sistema inseto galhador-planta, o principal mecanismo por trás desta hipótese é a especiação decorrente da troca de hospedeiros. Equívocos no reconhecimento da espécie hospedeira no momento da oviposição, devido à presença de outras espécies do mesmo gênero ou da mesma família, tornariam as espécies de uma mesma linhagem hospedeiras de um maior número de espécies de insetos galhadores. A especiação dos hospedeiros é outro processo importante, pois esta levaria à especiação do inseto galhador, aumentando o número de galhadores associados à família do hospedeiro, mas sem aumentar a riqueza de galhadores associada a uma determinada espécie.

Fernandes (1992) e Blanche e Westoby (1995) corroboram esta hipótese no nível interespecífico descrevendo espécies pertencentes a famílias com muitos representantes, como Asteraceae e Myrtaceae, hospedando uma riqueza de galhadores maior do que as demais espécies da comunidade.

Para a comunidade, esta hipótese prevê um efeito local sobre a riqueza de galhadores ocasionado pela presença de espécies vegetais pertencentes a linhagens com muitos representantes. Concordando com a hipótese, Blanche e Westoby (1995) atribuem a distribuição da riqueza de insetos galhadores encontrada na Austrália à presença de espécies do gênero *Eucalyptus* (Myrtaceae). A hipótese do isolamento taxonômico ainda não tem sido considerada no nível intra-específico, possivelmente devido à falta de informações sobre a variação genética das populações hospedeiras.

Hipótese da concentração de recursos

Nível intra-específico: *plantas que estão localizadas em manchas de indivíduos da mesma espécie possuem uma riqueza de insetos herbívoros maior do que plantas isoladas espacialmente.*

Nível interespecífico: *espécies de plantas que apresentam populações mais*

abundantes estão associadas a uma maior riqueza de insetos herbívoros.

Nível de comunidade: *áreas com uma maior densidade de vegetação apresentam uma maior riqueza de insetos herbívoros do que áreas com vegetação esparsa.*

A hipótese da concentração de recursos originalmente foi proposta para o nível de comunidade (Root, 1973) tendo se mostrado válida para diversos grupos de insetos (Begon *et al.*, 1996). Porém, para insetos galhadores, esta relação permanece controversa. Essa hipótese foi corroborada pelo trabalho de Cuevas-Reyes *et al.* (2004b) em florestas tropicais no México. Gonçalves-Alvim e Fernandes (2001) analisaram separadamente os estratos da vegetação de cerrado e encontraram uma relação positiva entre a riqueza de galhadores e as densidades de ervas e de arbustos, mas não de árvores. Dada a especificidade dos insetos galhadores, a composição da flora é um componente importante que pode estar influenciando estes resultados, pois a densidade de plantas não exercerá efeito sobre a riqueza de galhadores se não estiverem presentes espécies hospedeiras na comunidade.

O efeito da densidade de plantas sobre a riqueza de insetos galhadores ainda não foi testado nos níveis intra-específico e interespecífico.

Hipótese da fertilidade do solo

Nível intra-específico: *plantas crescendo em solos pobres em nutrientes apresentam uma riqueza de insetos herbívoros diferenciada das plantas crescendo em solos ricos em nutrientes.*

Nível interespecífico: *espécies adaptadas a ambientes com solos pobres em nutrientes apresentam uma riqueza diferenciada de insetos herbívoros associados.*

Nível de comunidade: *a vegetação de ambientes com solos pobres apresenta uma riqueza de insetos herbívoros as-*

sociados diferenciada de ambientes com solos ricos em nutrientes.

White (1969) propôs a hipótese da fertilidade do solo para o nível intra-específico onde ela prevê que plantas em situações de carência nutricional hospedam um maior número de espécies de insetos. A redução da síntese de proteínas decorrente de um crescimento lento resulta em uma maior concentração de aminoácidos nos tecidos elevando o valor nutricional da planta para os insetos. Utilizando a abordagem não-experimental, Fernandes e Lara (1993b) encontraram evidências de um melhor desempenho de galhadores em plantas com pouca disponibilidade de nutrientes, o que corrobora a hipótese. Já Fernandes *et al.* (2000) não encontraram evidências de que fêmeas de insetos galhadores escolhem indivíduos em situação de carência nutricional para oviposição em *Chrysothamnus nauseosus hololeucus* Pall (Britton) (Asteraceae). Quando considerada no nível interespecífico, essa hipótese prevê que espécies de plantas adaptadas a solos pobres hospedam um maior número de espécies de insetos galhadores. Ser um inseto galhador, aparentemente, resolve muito dos problemas relacionados à carência de nitrogênio na dieta dos insetos em ambientes com solos pobres em nutrientes. Assim a formação da galha poderia ser favorecida em ambientes com solos escassos em nutrientes, essencialmente como uma estratégia nutricional. Além disso, os compostos de defesa, normalmente em altas concentrações em plantas nesses ambientes, não constituem necessariamente um obstáculo para os insetos galhadores, pois estes são capazes de manipular a concentração de compostos na galha (Hartley e Lawton, 1992). Essa hipótese não foi testada nesse nível. A hipótese da fertilidade do solo foi mais testada no nível de comunidade onde foi corroborada por vários levantamentos realizados ao longo de gradientes de concentrações de nutrientes no solo (Blanche e Ludwig, 2001; Cuevas-Reyes *et al.*, 2004a; Gonçalves-Alvim

e Fernandes, 2001). A vegetação esclerófila é um importante elemento sendo responsável por grande parte da riqueza de galhadores documentada nestes trabalhos. Ao testar a relação da riqueza de insetos galhadores com a concentração de nutriente do solo em uma formação vegetal não esclerófila, Veldtman e Mcgeoch (2003) não encontraram a relação prevista pela hipótese. Outros estudos como o de Blanche e Westoby (1995), realizado em solos pobres na Austrália, e o de Cuevas-Reyes *et al.* (2003), realizado em floresta tropical, também não encontraram evidências de uma influência direta da fertilidade do solo sobre a riqueza de insetos galhadores.

Hipótese do estresse higrótérmico

Nível intra-específico: *plantas sob condições de estresse higrótérmico apresentam modificações fenotípicas morfológicas, anatômicas e fisiológicas que influenciam na riqueza de insetos herbívoros associados.*

Nível interespecífico: *espécies de plantas adaptadas a ambientes xéricos apresentam uma riqueza de insetos herbívoros diferenciada de espécies de plantas adaptadas a ambientes méxicos.*

Nível de comunidade: *a vegetação de ambientes xéricos apresenta uma riqueza de insetos herbívoros diferenciada da vegetação de ambientes méxicos.*

Originalmente a hipótese do estresse higrótérmico foi elaborada para o nível de comunidade (Fernandes e Price, 1988). Esta hipótese apresenta uma previsão diferenciada para insetos galhadores em função das particularidades deste grupo. Para insetos galhadores, ao contrário de outros insetos, espera-se que ambientes xéricos apresentem uma maior riqueza de espécies do que ambientes méxicos. A maior concentração de taninos e de outros compostos de defesa abundantes na vegetação esclerófila, comumente presente em ambientes xé-

ricos, aparentemente fornece aos galhadores defesa contra predadores e, principalmente, fungos (Fernandes e Price, 1988; Fernandes e Price, 1992; Fernandes e Lara, 1993b; Price *et al.*, 1998). Vários trabalhos trazem evidências a favor desta hipótese documentando uma grande diversidade de insetos galhadores em ambientes xéricos em escala regional, local e global (Fernandes e Price, 1988; Price *et al.*, 1998; Fernandes e Lara, 1993b; Cuevas-Reyes *et al.*, 2004b; Lara *et al.*, 2002). Fernandes e Price (1988) e Price *et al.* (1998) trazem dados em escala global que sugerem que a maior riqueza de insetos galhadores está em ambientes xéricos. Fernandes e Lara (1993b) e Lara *et al.* (2002) corroboram a hipótese em escala regional. No entanto, Blanche (2000), Blanche e Ludwig (2001) e Veldtman e Mcgeoch (2003) apresentam dados em escala regional que discordam da hipótese uma vez que documentam um maior número de insetos galhadores em ambientes méxicos.

No nível intra-específico, a hipótese prevê que espécimes crescendo em ambientes xéricos apresentam adaptações morfológicas, anatômicas ou fisiológicas que propiciam a colonização, hospedando assim um maior número de espécies de insetos galhadores. Nesse nível, os trabalhos com abordagem experimental e não experimental apresentam resultados controversos. A hipótese é corroborada principalmente por trabalhos não-experimentais (Fernandes e Lara, 1993b). Enquanto que trabalhos experimentais não apresentam evidências de que as plantas com pouca disponibilidade de água forneçam vantagens para os insetos galhadores (Björkman, 2000; Preszler e Price, 1988). Apesar de ser bastante discutida na literatura, a hipótese do estresse higrótérmico não tem sido testada no nível interespecífico.

Hipótese do Vigor

Nível intra-específico: *plantas mais vigorosas apresentam uma maior riqueza de insetos associados.*

Nível interespecífico: *espécies vegetais que apresentam maiores taxas de crescimento relativo apresentam uma maior riqueza de insetos associados.*

Nível de comunidade: *comunidades estabelecidas em condições favoráveis de recursos apresentam uma maior riqueza de insetos associados.*

Price (1991) coloca que a hipótese do vigor é mais adequada para insetos herbívoros com relações estreitas com os seus hospedeiros, entre estes os grupos de insetos que utilizam tecidos novos. No caso de insetos galhadores, a hipótese prediz que plantas vigorosas hospedam um maior número de espécies por ofertarem um maior número de folhas novas com tecidos ainda reativos para a indução da galsa. Price (1991) traz evidências de que o *status* da planta (vigor) influencia na colonização por insetos galhadores conforme prevê a hipótese. No entanto, McGeoch e Price (2004) demonstram evidências de que o vigor da planta *Baccharis pilularis* (Asteraceae) não é um fator determinante para a colonização do inseto galhador *Rhopalomyia californica* (Ceccidomyiidae). Miller e Weis (1999) também não encontraram evidências a favor da hipótese uma vez que a condição (vigor) dos indivíduos da espécie hospedeira *Salix lasiolepis* (Salicaceae) não alterou a susceptibilidade ao ataque de himenópteros galhadores (Tenthredinidae).

A hipótese do vigor não tem sido considerada nos níveis interespecífico e de comunidade. Interespecificamente, a hipótese prevê que espécies com uma maior taxa de crescimento relativo ofereçam mais locais propícios para a oviposição, tornando-se assim melhores hospedeiros. Para o nível de comunidade, a hipótese prediz que comunidades mais produtivas apresentam mais sítios para oviposição como resultados da soma de efeitos intra-específicos.

Hipótese da riqueza de plantas

Nível intra-específico: não se aplica.

Nível interespecífico: não se aplica.

Nível de comunidade: *comunidades com uma maior riqueza de plantas apresentam uma maior riqueza de insetos herbívoros.*

A hipótese da riqueza de plantas, que foi proposta com base nos resultados obtidos por Southwood (1960; 1961), é uma das hipóteses mais testadas no intuito de explicar os padrões de distribuição de insetos galhadores. Como os insetos galhadores mantêm basicamente uma relação espécie-específica com o seu hospedeiro, a relação proposta pela hipótese é muito adequada para este grupo. De fato, vários trabalhos trazem evidências a favor dessa hipótese em escala regional (Wright e Samways, 1996; 1998; Oyama *et al.*, 2003; Gonçalves-Alvim e Fernandes, 2001) e local (Cuevas-Reyes *et al.*, 2004b).

Contudo a relação entre a riqueza de plantas e a riqueza de galhadores pode ser localmente desfeita pela presença de espécies vegetais que hospedam várias espécies de insetos. Blanche (2000) e Lara *et al.* (2002) não encontraram relação significativa entre a riqueza de galhadores e a riqueza de plantas, enquanto que Cuevas-Reyes *et al.* (2003) descrevem até uma relação negativa entre a riqueza de plantas e a riqueza de insetos galhadores. Fernandes e Price (1988) verificaram que a riqueza de plantas parece exercer pouca influência sobre a riqueza do galhadores em escala global.

Hipótese da complexidade arquitetônica

Nível intra-específico: *plantas estruturalmente mais complexas oferecem um maior número de microhabitats para insetos herbívoros.*

Nível interespecífico: *existe uma correlação positiva entre a complexidade estrutural de uma espécie hospedeira e a riqueza de insetos herbívoros associados.*

Nível de comunidade: *comunidades vegetais compostas por espécies com uma maior complexidade arquitetônica apresentam uma maior riqueza de insetos herbívoros associados.*

A hipótese da complexidade arquitetônica foi originalmente considerada nos níveis intra-específico e interespecífico (Lawton e Schröder, 1977, 1978; Lawton, 1983). Para os insetos galhadores, essa hipótese tem sido mais aplicada no nível interespecífico no qual ela prevê que espécies arbóreas hospedam um maior número de espécies de insetos do que espécies arbustivas e do que espécies herbáceas respectivamente. Apesar de ter sido bastante investigada, a hipótese continua controversa. De acordo com a hipótese, Cuevas-Reyes *et al.* (2004b) encontraram uma maior riqueza de insetos galhadores em árvores. Fernandes e Price (1988), Gonçalves-Alvim e Fernandes (2001) e Lara *et al.* (2002) corroboram a hipótese uma vez que descrevem um número significativamente maior de espécies de galhadores em árvores do que em ervas, apesar de não encontrarem diferenças significativas entre árvores e arbustos e entre arbustos e ervas. Segundo Basset e Burckhardt (1992), o número de espécies de galhadores relacionados a uma espécie hospedeira depende mais de suas características químicas do que de sua complexidade estrutural, o que é plausível dado o grau de especialização deste grupo.

Gonçalves-Alvim e Fernandes (2001) não encontraram evidências de que uma comunidade composta predominantemente por árvores apresenta uma riqueza de insetos galhadores maior do que uma comunidade composta principalmente por arbustos ou ervas.

Intra-especificamente, a hipótese prediz que plantas grandes hospedem um maior número de espécies de insetos galhadores, por serem estruturalmente mais complexas apresentando uma maior variação química e anatômica em suas folhas. Corroborando com esta hipótese, Araújo *et al.* (2006) demonstraram que a riqueza de insetos galhadores está positivamente relacionada com a complexidade arquitetônica da

planta hospedeira *Baccharis pseudomyriocephala* (Asteraceae).

Hipótese da sucessão ontogenética
Nível intra-específico: *plantas em diferentes estádios de desenvolvimento ontogenético hospedam diferentes espécies de insetos herbívoros.*

Nível interespecífico: *espécies de plantas que apresentam mais estádios ontogenéticos hospedam um maior número de espécies de insetos.*

Nível de comunidade: *comunidades contendo populações vegetais que apresentam muitos estádios ontogenéticos apresentam uma maior riqueza de insetos galhadores do que comunidades de mesma riqueza de plantas, cujas espécies apresentam poucos estádios ontogenéticos.*

A hipótese da sucessão ontogenética foi proposta por Fonseca e Benson (2003) a partir do estudo de um sistema formiga-planta envolvendo *Tachigali* (Caesalpinaceae) e oito espécies de formigas. Medianero e Barrios (2001) e Medianero *et al.* (2003) sugerem que espécies de insetos galhadores têm a sua ocorrência restrita a indivíduos de diferentes estádios ontogenéticos. Fonseca *et al.* (2006.) traz o primeiro teste desta hipótese para galhadores descrevendo o uso diferenciado dos estádios ontogenéticos da planta hospedeira, *Cryptocarya aschersoniana* (Lauraceae) por duas espécies de insetos galhadores. No nível interespecífico, a hipótese prediz que árvores são hospedeiras de um maior número de espécies de insetos galhadores do que arbustos e ervas, tal qual verificado por Cuevas-Reyes *et al.* (2004b), Fernandes e Price (1988), Gonçalves-Alvim e Fernandes (2001) e Lara *et al.* (2002). Esse padrão é similar àquele previsto pela hipótese da complexidade arquitetônica, no entanto, envolveria processos diferentes. Espécies arbóreas apresentariam uma maior fauna associada por apresentarem espécies de insetos associadas a diferentes estádios ontogenéticos e não pela maior complexidade arquitetô-

nica dos indivíduos maduros. Desta forma, segundo a hipótese da sucessão ontogenética, a riqueza de galhadores associada a espécies arbóreas estaria distribuída ao longo da ontogenia das plantas, não sendo encontrada toda ao mesmo tempo em um único hospedeiro, como prevê a hipótese da complexidade arquitetônica. Comunidades que possuem uma flora constituída predominantemente por espécies de árvores, segundo a hipótese, apresentam uma riqueza de insetos galhadores maior do que outras comunidades constituídas em sua maioria por arbustos e ervas. Como uma árvore apresenta um período de desenvolvimento mais longo é esperado que o número de espécies de galhadores associado a uma única espécie arbórescente seja maior que o número associado a um arbusto. O resultado da presença de várias espécies de árvores em estádios ontogenéticos distintos seria uma maior riqueza de insetos galhadores na comunidade.

Hipótese da sincronização de recursos

Nível intra-específico: *populações de plantas que apresentam brotamento sincronizado apresentam uma maior riqueza de insetos galhadores do que populações que apresentam fenologias assincrônicas.*

Nível interespecífico: *espécies que apresentam a fenologia sincronizada com o resto da comunidade vegetal apresentam uma maior riqueza de insetos galhadores.*

Nível de comunidade: *comunidades vegetais que apresentam brotamento sincronizado apresentam uma maior riqueza de insetos galhadores do que comunidades que apresentam espécies com fenologias assincrônicas.*

A hipótese da sincronização de recursos foi proposta exclusivamente para insetos galhadores tendo como premissa que a troca de hospedeiros seja o principal mecanismo de especiação

neste grupo (Mendonça, 2001). No nível interespecífico, a hipótese propõe que espécies de plantas adaptadas a ambientes com perturbações cíclicas que induzam o brotamento sincronizado da vegetação hospedam uma maior riqueza de insetos galhadores em função de eventos de especiação decorrentes de equívocos por parte dos insetos no momento da oviposição. Segundo esta hipótese, comunidades que apresentam um brotamento sincronizado da vegetação apresentam uma alta riqueza de galhadores decorrente do processo de especiação por troca de hospedeiros. Mendonça (2001) sugere que o maior número de espécies de galhadores documentado para ambientes xéricos é o resultado da troca de hospedeiro facilitada pela sincronização fenológica da vegetação ocasionada por perturbações cíclicas como o fogo. Essa hipótese ainda não foi testada em nenhum nível. Apesar disso, Cuevas-Reyes *et al.* (2004b) colocam que a maior riqueza de galhadores encontrada por eles em vegetações decíduas do que em outras vegetações tropicais é uma evidência a favor da hipótese da sincronização de recursos.

Artefato amostral

Nível intra-específico: *Plantas que são amostradas mais intensamente, seja em termos espaciais ou temporais, apresentam uma maior riqueza de insetos associados do que plantas insuficientemente amostradas.*

Nível interespecífico: *Espécies mais amplamente amostradas possuem mais registros de insetos associados do que espécies insuficientemente amostradas.*

Nível de comunidade: *Comunidades melhores amostradas apresentam uma maior riqueza de insetos registrada do que comunidades insuficientemente amostradas.*

Uma premissa para a comparação do número de espécies de insetos associados a diferentes indivíduos, espécies

ou comunidades é a igualdade do esforço amostral entre as unidades a serem comparadas.

O grande número de espécies de insetos galhadores hospedados por determinadas espécies, como *Quercus* (Cornell e Washburn, 1979; Melika *et al.*, 1999; Gagne e Riley, 1999; Skrzypczynska, 2001), pode ser resultado de um artefato amostral dado o grande número de trabalhos realizados com estes sistemas. Da mesma forma, regiões intensamente trabalhadas podem aparentemente apresentar vegetações com uma maior riqueza de galhadores. Por exemplo, as regiões entre as latitudes 25° e 38° Norte ou Sul, onde aparentemente ocorre o maior número de espécies de galhadores (Price *et al.*, 1998), podem apresentar essa riqueza em função de um maior esforço de coleta nestas áreas do que nas florestas tropicais.

Comentários finais

Esta revisão representa um avanço ao enunciar as hipóteses em relação aos diferentes níveis de organização ecológica, pois isso possibilita uma análise objetiva do que tem sido feito na área e uma clara visualização das lacunas na literatura. Assim fica evidente que ainda é cedo para alcançarmos uma síntese geral que explique os padrões de riqueza de insetos galhadores em todos os níveis.

Poucas hipóteses foram suficientemente testadas em todos os níveis, principalmente nos níveis intra-específico e interespecífico. No nível intra-específico, foram analisadas apenas as hipóteses do vigor, da fertilidade do solo, do estresse higrótérmico e da sucessão ontogenética. E no nível interespecífico, somente as hipóteses da fertilidade do solo, da complexidade arquitetônica, do isolamento taxonômico e da área geográfica foram testadas (Tabela 1). As diferentes hipóteses não são necessariamente alternativas, elas podem ser relacionadas de acordo com a escala a qual estas são apropriadas. As hipóteses da latitude, do estresse higrótérmico e da riqueza de plantas atuam em escala global. Possuem efeito em escala regional as hipóte-

ses da altitude, da fertilidade do solo, da riqueza de plantas, da complexidade arquitetônica, da concentração de recursos, do isolamento taxonômico e da área geográfica. E em escala local, agem as hipóteses do vigor, da fertilidade do solo, da riqueza de plantas, da área geográfica e da concentração de recursos. Dessa forma, as hipóteses podem ser complementares uma vez que processos que possuem efeitos locais estão inseridos em um contexto regional e processos que possuem efeitos regionais, por sua vez, estão inseridos em um contexto global. Por outro lado, é necessária atenção ao se trabalhar diferentes hipóteses ao mesmo tempo, pois hipóteses que atuam em diferentes escalas não podem ser comparadas.

A compreensão dos mecanismos geradores dos padrões abordados pelas hipóteses é muito importante para a validação ou rejeição destas. Algumas hipóteses, como a da latitude e da altitude, são descritivas não explicitando os mecanismos envolvidos. Já outras que apresentam os mecanismos bem explicitados possibilitam uma análise mais criteriosa. Entre estas, estão as hipóteses do estresse higrótérmico e da fertilidade, ambas apresentando aparentemente a vegetação esclerófila como elemento chave

dos mecanismos envolvidos. A esclerofilia consiste em uma série de modificações anatômicas e fisiológicas das folhas como resposta a uma série de fatores ambientais não sendo exclusivamente uma adaptação a ambientes xéricos ou pobres em nutrientes (Turner, 1994; Fonseca *et al.*, 2000). Dessa forma, é possível que as hipóteses do estresse higrótérmico e a hipótese da fertilidade sejam tratadas conjuntamente em uma hipótese mais abrangente que relaciona a riqueza dos insetos galhadores com o estresse fisiológico das plantas.

Existe uma relação de efeitos entre os diferentes níveis em que as hipóteses atuam. Os padrões encontrados interespecificamente são o resultado de processos de seleção no nível intra-específico. Assim as hipóteses bem sucedidas em explicar a riqueza de insetos galhadores intra-especificamente sugerem quais mecanismos são importantes para gerar os padrões interespecíficos. E finalmente, a interação de efeitos dos níveis intra-específico e interespecífico origina os padrões de riqueza observados no nível de comunidade.

Para se testar melhor as hipóteses nos diferentes níveis devem ser utilizadas as abordagens mais apropriadas para

Tabela 1. Hipóteses para a riqueza de insetos herbívoros e a sua aplicação nos diferentes níveis ecológicos. O símbolo (+) indica que a hipótese se aplica ao nível ecológico e foi testada para insetos galhadores, (-) que a hipótese se aplica, porém não foi testada e (na) que a hipótese não se aplica.

Table 1. Hypotheses for richness of herbivore insects and its application in different ecological levels. The symbol (+) indicate that the hypothesis is valid in the ecological level and were tested with gall insects, (-) that the hypothesis is valid, however continue untested and (na) that the hypothesis is not valid.

	Nível intra-específico	Nível interespecífico	Nível de comunidade
Hipótese da latitude	-	-	+
Hipótese da altitude	+	-	+
Hipótese da área geográfica	-	+	-
Hipótese do isolamento taxonômico	+	+	-
Hipótese da concentração de recursos	-	-	+
Hipótese da fertilidade do solo	+	+	+
Hipótese do estresse higrótérmico	+	-	+
Hipótese do vigor	+	-	-
Hipótese da riqueza de plantas	na	na	+
Hipótese da complexidade arquitetônica	-	+	+
Hipótese da sucessão ontogenética	+	-	-
Hipótese da sincronização de recursos	-	-	-
Hipótese do artefato amostral	-	-	-

cada nível. A abordagem experimental é bastante adequada para o nível intra-específico, porém deve-se conhecer bem o sistema utilizado para que os tratamentos do experimento estejam o mais próximo o possível das situações naturais, como nas simulações de condições de estresse, por exemplo. No nível interespecífico, a abordagem mais indicada é a comparativa, atentando para o mecanismo envolvido na hipótese e quais situações possibilitam o real teste desta hipótese. Por exemplo, as hipóteses da complexidade arquitetônica e da sucessão ontogenética prevêem um padrão similar, em que a riqueza em espécies arbóreas é maior do que em espécies arbustivas e herbáceas respectivamente. Contudo, as duas hipóteses propõem mecanismos distintos. Nesse caso, a hipótese da complexidade arquitetônica deve ser testada considerando apenas levantamentos dos insetos em plantas maduras, caso contrário, a riqueza atribuída à complexidade arquitetônica da espécie hospedeira pode estar relacionada, em parte, a determinadas etapas do desenvolvimento ontogenético desta espécie. Para o nível de comunidade, a abordagem mais adequada é a observacional quantitativa, em que é imprescindível a padronização do esforço amostral. Essa abordagem requer um cuidado quanto às limitações da metodologia utilizada. Um exemplo é a metodologia adotada por Fernandes e Price (1988) que, por ser padronizada, possibilitou várias comparações entre comunidades em escala global, porém tende a subestimar a riqueza de ambientes ricos em espécies arbóreas, como as florestas tropicais (Ribeiro, 2003). A ecologia e evolução de insetos galhadores tem sido bastante trabalhada. Espera-se que esta revisão, ao enunciar as hipóteses nos diferentes níveis, colabore no desenvolvimento da área, apontando direções para trabalhos futuros.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Paulo Inácio Prado e Milton de Souza Mendonça por

valiosas sugestões no manuscrito. Este trabalho é parte da dissertação de mestrado de Tomás Fleck realizada com bolsa da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível superior (CAPES).

Referências

- ARAÚJO, A.P.A.; PAULA, J.D.; CARNEIRO, M.A.A. e SCHOEREDER, J.H. 2006. Effects of host plant architecture on colonization by galling insects. *Austral Ecology*, **31**:343-348.
- BASSET, Y. e BURCKHARDT, D. 1992. Abundance, species richness, host utilization and host specificity of insect folivores from a woodland site, with particular reference to host architecture. *Revue Suisse Zoologie*, **99**:1-21.
- BEGON, M.; HARPER, J.L. e TOWNSENDY, C.R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3ª ed., Malden, Blackwell Science Ind., 1068 p.
- BIRCH, L.C. 1957. The role of weather in determining the distribution and abundance of animals. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**:203-218.
- BLANCHE, K.R. 2000. Diversity of insect-induced galls along a temperature-rainfall gradient in the tropical savannah region of the Northern Territory, Australia. *Austral Ecology*, **25**:311-318.
- BLANCHE, K.R. e WESTOBY, M. 1995. Gall-forming insect diversity is linked to soil fertility via host plant taxon. *Ecology*, **76**:2334-2337.
- BLANCHE, K.R. e LUDWIG, J.A. 2001. Species richness of gall-inducing insects and host plants along altitudinal gradient in Big Bend National Park, Texas. *American Midland Naturalist*, **145**:219-232.
- BJÖRKMAN, C. 2000. Interactive effects of host resistance and drought stress on the performance of a gall-making aphid living on Norway spruce. *Oecologia*, **123**:223-231.
- CHEW, F.S. 1975. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous food-plants. I. The relative quality of available resources. *Oecologia*, **20**:117-129.
- CORNELL, H.V. e WASHBURN, J.O. 1979. Evolution of the richness area correlation of cynipid gall wasps on oak trees: a comparison of two geographic areas. *Evolution*, **33**:257-274.
- CUEVAS-REYES, P.; SIEBE, C.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. e OYAMA, K. 2003. Species richness of gall-forming insects in a tropical rain forest: correlations with plant diversity and soil fertility. *Biodiversity and Conservation*, **12**:411-422.
- CUEVAS-REYES, P.; QUESADA, M.; SIEBE, C. e OYAMA, K. 2004a. Spatial patterns of herbivory by gall-forming insects: a test of the soil fertility hypothesis in a Mexican tropical dry forest. *Oikos*, **107**:181-189.
- CUEVAS-REYES, P.; QUESADA, M.; HANSON, P.; DIRZO, R. e OYAMA, K. 2004b. 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**:707-716.
- DOBZHANSKY, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist*, **38**:209-221.
- FERNANDES, G.W. 1992. Plant family and age effects on insular gall-forming species richness. *Globally ecology and biogeography letters*, **2**:71-74.
- FERNANDES, G.W. e PRICE, P.W. 1988. Biographical gradients in galling species richness. Test of hypotheses. *Oecologia*, **76**:161-167.
- FERNANDES, G.W. e PRICE, P.W. 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*, **90**:14-20.
- FERNANDES, G.W. e LARA, A.C.F. 1993a. Diversity of Indonesian gall-forming herbivores along altitudinal gradients. *Biodiversity Letters*, **1**:186-192.
- FERNANDES, G.W. e LARA, A.C.F. 1993b. The Geography of galling insects and the mechanisms that result in patterns. In: P.W. PRICE; W.J. MATTSON e Y.N. BARANCHIKOV (eds.), *The ecology and evolution of gall-forming insects*. General Technical Report NC-174. United States Department of Agriculture, p. 42-47.
- FERNANDES, G.W.; PRICE, P.W.; GONÇALVES-ALVIM, S.J.; GRAIG, T.P. e YANEGA, D. 2000. Response of the galling insect *Aciurina trixa* Curran (Diptera: Tephritidae) to host plant quality. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, **29**:423-431.
- FISCHER, A.G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution*, **14**:64-81.
- FONSECA, C.R.; FLECK, T. e FERNANDES, G.W. 2006. Processes driving ontogenetic succession of galls in a canopy tree. *Biotropica*, **38**:514-521.
- FONSECA, C.R. e BENSON, W.W. 2003. Ontogenetic succession in Amazonian ant-trees. *Oikos*, **102**:407-412.
- FONSECA, C.R.; OVERTON, J.M.; COLLINS, B. e WESTOBY, M. 2000. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, **88**:964-977.
- GAGNE, R.J. e RILEY, E.G. 1999. A new gall midge (Diptera: Cecidomyiidae) pest of live oak in Texas. *Southwestern Entomologist*, **24**:159-165.
- GONÇALVES-ALVIM, S.J. e FERNANDES, G.W. 2001. Comunidades de insetos galhadores (Insecta) em diferentes fisionomias do cerrado em Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **18**:289-305.
- GONÇALVES-ALVIM, S.J. e FERNANDES, G.W. 2001. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat in four neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation*, **10**:79-98.
- HARTLEY, S.E. e LAWTON, J.H. 1992. Host-plant manipulation by gall-insects: a test of the nutrition hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, **61**:113-119.
- LARA, A.C.F.; FERNANDES, G.W. e GONÇALVES-ALVIM, S.J. 2002. Tests of hypotheses on patterns of gall distribution along an alti-

- tudinal gradient. *Tropical Zoology*, **15**:219-232.
- LAWTON, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, **28**:23-29.
- LAWTON, J.H. e SCHRÖDER, D. 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, **265**:137-40.
- LAWTON, J.H. e SCHRÖDER, D. 1978. Some observations on the structure of phytophagous insect communities: the implications for biological control. In: International Symposium on Biological Control of Weeds, **4**, Gainesville, Florida. *Proceedings...* Florida, University of Florida, p. 57-73.
- MCGEOCH, M.A. e PRICE, P.W. 2004. Spatial abundance structures in an assemblage of gall-forming sawflies. *Journal of Animal Ecology*, **73**:506-516.
- MEDIANERO, E. e BARRIOS H. 2001. Riqueza de insectos cecidógenos en el dosel y sotobosque de dos zonas ecológicas en Panamá. *Scientia (Panamá)*, **16**:17-42.
- MEDIANERO, E.; VALDERRAMA, A. e BARRIOS, H. 2003. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*, **89**:153-168.
- MELIKA, G.; STONE, G.N. e CSOKA, G. 1999. Description of an oak gall-wasp, *Neuroterus ambrusi* sp. n. (Hymenoptera, Cynipidae) from Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **45**:333-341.
- MENDONÇA, M.S. 2001. Gall-forming insect diversity: the resource synchronisation hypothesis. *Oikos*, **95**:171-176.
- MILLER, W.B. e WEIS, A.E. 1999. Adaptation of coyote brush to the abiotic environment and its effects on susceptibility to gall-making midge. *Oikos*, **84**:199-208.
- OWEN, D.F. e WHITEWAY, W.R. 1980. *Buddleia davidii* in Britain: history and development of an associated fauna. *Biological Conservation*, **17**:149-155.
- OYAMA, K.; PÉREZ-PÉREZ, M.A.; CUEVAS-REYES, P. e LUNA-REYES, R. 2003. Regional and local species richness of gall-inducing insects in two tropical rain forests in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **19**:595-598.
- PIANKA, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *American Naturalist*, **100**:33-46.
- PRESZLER, R.W. e PRICE, P.W. 1988. Host quality and sawfly populations: a new approach to life table analysis. *Ecology*, **69**:2012-2020.
- PRICE, W.P. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, **62**:244-251.
- PRICE, P.W.; FERNANDES, G.W.; LARA, A.C.F.; BRAUN, J.; BARRIOS, H.; WRIGHT, M.G.; RIBEIRO, S.P. e ROTHCLIFF, N. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of Biogeography*, **25**:581-591.
- RAPOPORT, E.H. 1975. *Aerografía: estrategias geográficas de las especies*. Cidade do México, Fondo de Cultura Económica, 214 p.
- RIBEIRO, S.P. 2003. Insects herbivores in the canopies of savannas and rainforests. In: Y. BASSET; V. NOVOTNY; S.E. MILLER e R.L. KITCHING (eds.), *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 348-359.
- ROOT, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs*, **43**:95-124.
- SCHOWALTER, T.D. 2000. *Insect ecology. An ecosystem approach*. California, Academic Press, 483 p.
- SINGER, M.C. 1971. Evolution of food-plant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution*, **25**:383-389.
- SKRZYPCZYNSKA, M. 2001. Studies on insects causing galls on the leaves of pedunculate oaks *Quercus robur* in Southern Poland. *Journal of Pest Science*, **74**:40-42.
- STEVENS, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, **133**:240-256.
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H. e SOUTHWOOD, R. 1984. *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 313 p.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1960. The abundance of the Hawaiian trees and the number of their associated insect species. *Proceedings of Hawaiian Entomology Society*, **17**:299-303.
- SOUTHWOOD, T.R.E. 1961. The number of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology*, **30**:1-8.
- SVATA, M.L. e COLLINGE, S.K. 1992. Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology*, **73**:153-169.
- TURNER, I.M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, **8**:669-675.
- VELDTMAN, R. e MCGEOCH, M.A. 2003. Gall-forming insect species richness along a non-scleromorphic vegetation rainfall gradient in South Africa: The importance of plant community composition. *Austral Ecology*, **28**:1-13.
- WALLACE, A.R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Vols. 1 e 2, Nova York, Hafner, 476 p.
- WHITE, T.C. 1969. An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. *Ecology*, **50**:905-909.
- WRIGHT, M.G. e SAMWAYS, M.J. 1996. Gall-insect species richness in African Fynbos and Karoo vegetation: the importance of plant species richness. *Biodiversity Letters*, **3**:151-155.
- WRIGHT, M.G. e SAMWAYS, M.J. 1998. Insect species richness tracking plant species richness in a diverse flora: gall-insect in the Cape Floristic Region, South Africa. *Oecologia*, **115**:427-433.

Submitted on: 28/09/2006

Accepted on: 06/03/2007