

## Pilosidade foliar reduz herbivoria em folhas jovens e maduras de *Qualea multiflora* Mart. em cerrado *stricto sensu*

### Leaf hairiness reduces herbivory of young and mature leaves of *Qualea multiflora* Mart. in Brazilian Savanna

Gudryan Jackson Barônio<sup>1</sup>  
gudryan@gmail.com

#### Resumo

Embora todas as partes da planta ofereçam algum tipo de resistência contra herbívoros, tais como tricomas e nectários extraflorais, os herbívoros são atraídos às folhas jovens, pois possuem menor quantidade de compostos secundários e estruturas de sustentação. Assim, essas folhas se tornam mais palatáveis e nutricionalmente superiores devido à elevada carga de alguns elementos como o nitrogênio. *Qualea multiflora* possui características como pilosidade foliar e presença de nectários extraflorais (NEFs), que podem dificultar a herbivoria. Os NEFs conhecidamente atraem formigas que protegem a planta contra herbívoros, aumentando a aptidão reprodutiva da planta. O principal objetivo do presente trabalho se constituiu em relacionar a proporção de área foliar perdida com a pilosidade foliar abaxial em folhas jovens e maduras de *Q. multiflora*, e verificar diferenças na proporção de NEFs ativos e inativos em folhas jovens e maduras nesta espécie. O estudo foi realizado no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, em uma área de cerrado *stricto sensu*, onde folhas jovens e maduras de 30 indivíduos de *Q. multiflora* foram coletadas. Dessas folhas, foram medidas a proporção de área danificada por herbívoros e a pilosidade foliar abaxial, além de verificada a funcionalidade dos NEFs. Testou-se a diferença na proporção de NEFs ativos e inativos entre folhas jovens e maduras e as diferenças na proporção de área danificada entre folhas jovens e maduras com NEFs ativos e inativos. A pilosidade foliar abaxial e proporção de área danificada em folhas jovens e maduras foram relacionadas. Embora o esperado fosse que NEFs estivessem ativos em maior proporção em folhas jovens do que em maduras, não foram obtidas diferenças significativas. As folhas jovens, mesmo apresentando maior pilosidade foliar abaxial, não sustentaram diferentes proporções de área danificada por herbívoros. Apesar de não haver indícios de diferenças na proporção de área danificada por herbívoros entre folhas jovens e maduras, mostrou-se nesse trabalho que a diferença na pilosidade foliar explica a variação na proporção de danos por herbívoros. Uma vez que *Q. multiflora* já tinha associações com outros organismos que aumentam sua aptidão contra herbívoros, confirma-se que seu indumento foliar também pode atuar como uma barreira contra herbívoros foliares, embora possa ser objetivo de novos estudos a participação de cada estratégia de defesa contra os danos por herbívoros.

**Palavras-chave:** Nectários Extraflorais, Mecanismos anti-herbívoros, Cerrado.

#### Abstract

Although all parts of the plant offer any resistance against herbivores, including trichomes and extrafloral nectaries, the herbivores are attracted to the young leaves because they have fewer secondary compounds and supporting structures. Young leaves are more palatable and their nutritional condition is increased due to the high load of some elements such

<sup>1</sup> Universidade Federal de Uberlândia. Rua Ceará, s/n, 38402-900, Uberlândia, MG, Brasil.

as nitrogen. *Qualea multiflora* has characteristics such as leaf hairiness and the extrafloral nectaries (EFNs), which may reduce herbivory. The EFNs, known to attract ants, protect the plant against herbivores, increasing the reproductive fitness of the plant. The main goal here was to relate the proportion of leaf area lost to the abaxial leaf pubescence in young and mature leaves of *Q. multiflora*, and to verify differences in the proportion of active and inactive EFNs in young and mature leaves in this species. The study was conducted at Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, in an area of cerrado *stricto sensu*, where young and mature leaves of 30 individuals were collected *Q. multiflora*. These leaves were measured: the proportion of area damaged by herbivores, the abaxial leaf pubescence and verified the functionality of EFNs. We tested whether the difference in the proportion of active and inactive EFNs between young and mature leaves and differences in the proportion of damaged area between young and mature leaves with active and inactive EFNs. The abaxial leaf pubescence and the proportion of damaged area in young and mature leaves were related. Although it was expected that EFNs were active more often in young leaves, significant differences were not detected. The young leaves, even with higher abaxial leaf pubescence, did not support different proportions of the area damaged by herbivores. Although no evidence of differences in the ratio of the area damaged by herbivores between young and mature leaves, in this study proved that the difference in leaf hairiness explains the variation in the proportion of damage herbivores. Since *Q. multiflora* had associations with other organisms that enhance their ability against herbivores, it is confirmed that its leaf hairs can also act as a barrier against leaf herbivores, although it may be the objective of further studies involving each defense strategy against damage by herbivores.

**Key words:** Anti-herbivore mechanism, *Cerrado*, Extrafloral nectaries activity.

## Introdução

As comunidades biológicas são constituídas por diversas interações ecológicas entre diferentes espécies que coexistem no espaço e tempo (Morin, 1999; Tilianakis *et al.*, 2007) e desempenham papel importante para a manutenção da biodiversidade em ambientes de savana tropical (Del-Claro, 2004). Dentre as diversas interações, a herbivoria se destaca como um importante processo para estruturação e composição das comunidades vegetais (Janzen, 1970; Crawley, 1997; Ishi e Crawley 2011).

A herbivoria se caracteriza pelo consumo de tecidos vegetais de forma predatória, por animais e patógenos (Price *et al.*, 1980). Devido à pressão exercida por essa interação, ao longo da evolução as plantas desenvolveram características para evitar a predação por meio de estruturas físicas como os tricomas, processos químicos integrando os compostos secundários (Crawley, 1997) e as interações mutualísticas com animais que protegem essas plantas em troca de algum benefício como açúcares obtidos por intermédio de nectários extraflorais (NEFs) (Price *et al.*, 1980; Miller, 2007).

Em geral, os herbívoros são atraídos ao consumo de um maior número de folhas jovens em relação às maduras, pois as jovens possuem menor quantidade de compostos secundários e estruturas de sustentação, tornando-as assim mais palatáveis e mais macias do que folhas maduras (Coley *et al.*, 1985; Coley e Barone, 1996; Ricklefs, 2010). Além disso, folhas mais jovens possuem também maior quantidade de nitrogênio (Gonçalves-Alvim *et al.*, 2011), um importante elemento na dieta dos insetos (Mattson, 1980). O nível de herbivoria varia tanto intra como interespecificamente e a compreensão dessa variação é importante para o entendimento de relações de competição (Coley, 1983a), pois pode afetar a estrutura populacional a curto e longo prazo, além de direcionar a distribuição das espécies (Coley, 1983b).

De acordo com Fernandes (1994), todas as partes da planta oferecem algum tipo de resistência contra herbívoros, em especial os tricomas. Os tricomas são estruturas foliares derivadas de células epidérmicas (Jefree, 1986) ocorrentes em diferentes formas, principalmente os glandulares e tridimensionais (Levin, 1973). Além disso, as folhas podem apresentar variações em

posicionamento e densidade de tricomas (Jefree, 1986).

*Qualea multiflora* Mart., uma Vochysiaceae de grande distribuição pelo Cerrado, é característica de cerrado *stricto sensu*, mas ocorre nos estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Piauí, Tocantins e São Paulo. A espécie possui porte arbustivo-arbóreo, e sua rebrota ocorre entre os meses de julho a setembro com floração entre maio a outubro. Suas folhas são simples com presença de pilosidade nas faces abaxial e adaxial, embora seja mais visível na parte inferior devido à aparência esbranquiçada (observação pessoal). Possuem ápices agudos e bases cordadas, além de nervuras primárias e secundárias salientes na face inferior.

Apesar de *Q. multiflora* possuir um herbívoro foliar já conhecido, *Macro-dactylus pumilio* Burm (Del-Claro *et al.*, 1996), também descrito como praga em pomares (Souza, 1998), apresenta também características que dificultam a herbivoria ou tornam seu herbívoro foliar menos frequentes. Além dos tricomas, comumente há um par de NEFs na base do pecíolo de cada folha (Del-Claro *et al.*, 1996; Silva-Junior, 2005). Estas estruturas atraem

formigas, podendo proteger a planta contra a ação dos herbívoros (Price *et al.*, 1980; Costa *et al.*, 1992; Del-Claro *et al.*, 1996; Nascimento e Del-Claro, 2010).

A presença dos NEFs nas plantas permite a obtenção de recursos dos nectários pelas formigas associadas (Rashbrook *et al.*, 1992; Rosumek *et al.*, 2009; Nascimento e Del-Claro, 2010). Para *Q. multiflora*, Del-Claro *et al.* (1996) mostraram que há um efeito positivo na associação com formigas, uma vez que em plantas com formigas associadas há menores danos em folhas causados por herbívoros, além de maior frutificação.

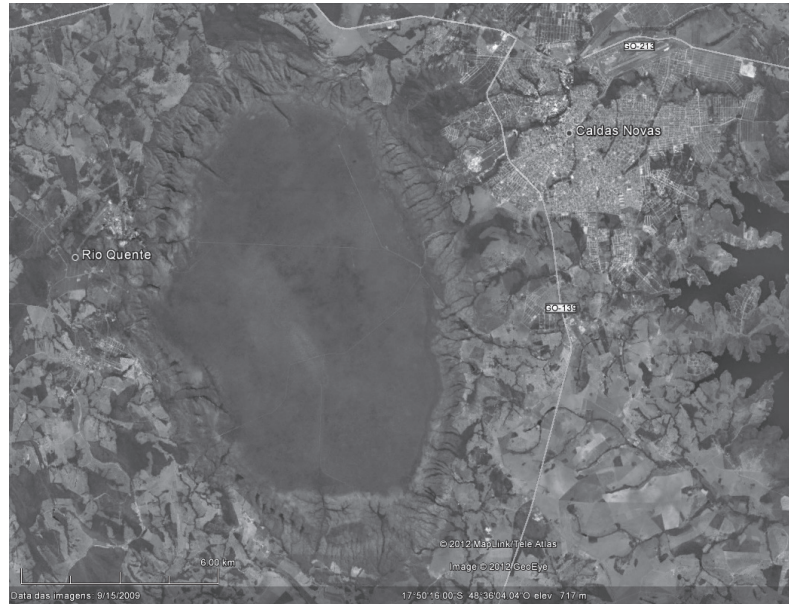
O presente estudo teve como objetivo verificar, em *Q. multiflora*, se: (i) há maior proporção de NEFs ativos em folhas jovens que em folhas maduras, (ii) folhas jovens têm maior densidade de tricomas que folhas maduras, (iii) a proporção de área foliar perdida difere entre folhas com NEFs ativos ou inativos e entre folhas jovens e maduras, (iv) a proporção de área foliar perdida está relacionada com a pilosidade foliar abaxial em folhas jovens e maduras.

## Material e métodos

**Local de estudo** – O estudo foi realizado em uma área de cerrado *stricto sensu*, não afetada pelo fogo no último ano e paralela à estrada que atravessa o Parque Nacional da Serra de Caldas Novas (PESCAN) (Figura 1), localizado entre os municípios de Caldas Novas e Rio Quente, no sudeste de Goiás (17° 47' S e 48° 40' O). A serra de Caldas Novas apresenta uma vegetação típica do bioma Cerrado, constituído de um mosaico de fitofisionomias que se estende desde cerrado *stricto sensu*, campo sujo e campo limpo, principalmente no platô da Serra, cerrado e campo rupestre nas encostas com afloramentos rochosos, algumas manchas de cerradão, veredas em locais úmidos e matas de galeria junto aos córregos e nascentes nos vales da encosta (Magnago *et al.*, 1983; Novaes *et al.*, 1983).

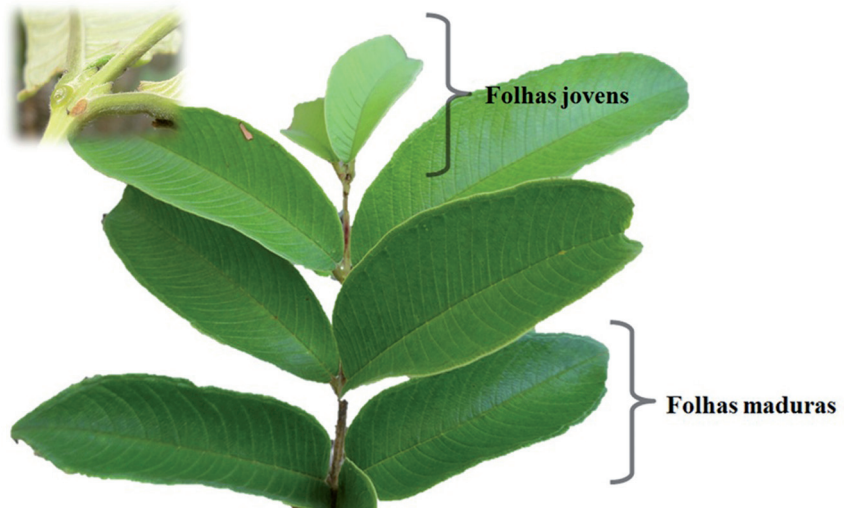
A pluviosidade média anual da região é de 1.500 mm, com um verão quente e chuvoso (outubro a abril) e um inverno seco (maio a setembro), sendo a temperatura média anual de 23°C.

Essas características climáticas se enquadram no tipo Aw (Köppen, 1948). A vegetação do parque encontra-se em um bom estado de conservação, entretanto foram relatadas algumas



**Figura 1.** Inserção regional do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, entre os municípios de Rio Quente e Caldas Novas, Goiás.

**Figure 1.** Regional insertion of Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, between of cities Rio Quente and Caldas Novas, Goiás.



**Figura 2.** Distinção adotada em ramo foliar de *Q. multiflora* para folhas jovens e maduras de acordo com características foliares, no detalhe um par de nectários extraflorais (NEFs) ativo (esquerda) e inativo (direita).

**Figure 2.** Discrimination used in branches of *Q. multiflora* for young and mature leaves according to leaf traits, in detail, one couple of extrafloral nectaries (EFN) active (left) and inactive (right).



ocorrências de fogo nos anos de 2002 e 2006, sendo a última ocorrência relatada em setembro de 2011. Embora as coletas tenham sido realizadas na área não afetada pelo último evento de fogo, a área era separada da área atingida apenas pela estrada (~ 5 metros), que serve como um aceiro, impedindo a expansão do fogo. A área atingida pelo fogo ainda estava em processo de rebrota, visivelmente com menos biomassa de vegetação rasteira em comparação com a área não atingida (observação pessoal).

**Coleta e análise de dados** – No mês de outubro de 2011 (estação seca) foram selecionados ao acaso 30 indivíduos adultos de *Q. multiflora* Mart., com alturas entre 0,5 e 3,0 metros de altura. De cada indivíduo foram coletadas quatro folhas (independentemente de sinais de herbivoria) de um ramo escolhido ao acaso, sendo duas jovens (apicais) e duas maduras (basais) (Figura 2). Essa classificação foi adotada devido às características das folhas, que além do tempo de crescimento, variam visualmente quanto à cor e à dureza (Ribeiro *et al.*, 1994).

Para cada par de folhas, a funcionalidade dos NEFs com presença de pelo menos um dos nectários ativos era considerada como atividade de NEFs (=1), ao contrário a ausência de NEFs ativos (=0) (Figura 2, detalhe). Consideraram-se NEFs ativos os que apresentaram tecidos verdes (não esclerotizados) e coloração brilhante (possível presença de néctar).

As folhas coletadas foram fotografadas sobre uma base branca, com presença de escala (1 cm), e no programa de tratamento de imagens ImageJ as fotos foram escalonadas – caso tivessem danos causados por herbivoria, sua borda era estimada de acordo com o padrão visual. Após isso, com base na escala, aferiu-se a área foliar total e a área foliar danificada. Para obter a proporção de área foliar perdida devido aos danos por herbivoria, usou-se a fórmula:  $Pa = ap/A$ , onde  $ap$  é a área foliar perdida, e  $A$  é a área foliar total (veja Coley, 1983a).

Por meio de macrofotografias em estereomicroscópio, contabilizou-se a quantidade de tricomas de uma área média (1cm<sup>2</sup>) na parte abaxial da folha, denominada de pilosidade abaxial. A pilosidade adaxial, por ser visivelmente menos densa e uniforme que a da face contrária da folha, não foi considerada pertinente e não foi contabilizada.

Para testar a diferença na proporção de NEFs ativos e inativos entre folhas jovens e maduras, utilizou-se um teste qui-quadrado. A diferença na pilosidade foliar abaxial entre folhas jovens e maduras foi posta à prova com um teste *T-student*.

A fim de verificar se a proporção de área foliar perdida difere entre folhas com NEFs ativos ou inativos e entre folhas jovens e maduras, ou ainda se está relacionada com a pilosidade foliar abaxial em folhas com diferentes condições, bem como suas possíveis interações, testou-se um modelo linear generalizado (GLM) com a condição foliar e a condição dos NEFs como variáveis categóricas (ambas com dois níveis) e a pilosidade foliar abaxial como variável contínua.

Para as análises estatísticas de cada par de folhas coletado por ramo, foi calculada uma média da proporção de área danificada por herbívoros e da pi-

losidade abaxial (N=60). A pilosidade foliar abaxial foi logaritimizada (base natural), e a proporção de área foliar danificada foi transformada em arco-seno da raiz quadrada para obter normalidade dos dados. O nível de significância utilizado em todas as análises foi de  $\alpha=0,05$ .

## Resultados e discussão

Ao contrário do esperado, a condição dos nectários extraflorais não diferiu significativamente entre folhas jovens e maduras ( $\chi^2=0,534$ ;  $p=0,465$ ), não interferindo também na proporção de área foliar danificada por herbívoros ( $F_{1,52} = 0,539$ ;  $p= 0,466$ ; Tabela 1). Esperava-se que a proporção de NEFs ativos fosse maior, em partes, em desenvolvimento da planta, como as folhas jovens (Oliveira e Leitão-Filho, 1987), pois a maior disponibilidade de recursos pode aumentar o número de espécies mutualistas nessas estruturas, atuando na proteção e diminuindo o nível de herbivoria em folhas jovens (Coley e Barone, 1996; Nascimento e Del-Claro, 2010).

Coley e Kursar (1996) citam que NEFs são comuns em espécies que produzem folhas continuamente, devido à

**Tabela 1.** Valores estatísticos do modelo de análise de variância de proporção de área foliar perdida de acordo com as fontes de variação dos três fatores (Condição dos nectários e idade foliar e pilosidade foliar abaxial) e teste T investigando a diferença na pilosidade foliar abaxial de folhas jovens e maduras.

**Table 1.** Statistic values of ANOVA models with proportion of leaf area damaged according to three factors of variation (nectaries condition, leaf age and leaf abaxial pilosity of young and mature leaves) and T-test investigating the difference in leaf abaxial pilosity of young and mature leaves.

Fonte de variação	Proporção de área perdida		Pilosidade foliar abaxial	
	$F_{1,52}$	$p$	$t_{(2),58}$	$p$
(A) - Condição dos NEFs	0,539	0,466	---	---
(B) - Condição foliar	1,564	0,217	7,811	0,000
(C) - Pilosidade foliar abaxial	41,637	< 0,001	---	---
Interação (A-B)	0,0001	0,993	---	---
Interação (A-C)	0,421	0,52	---	---
Interação (B-C)	0,396	0,598	---	---
Interação (A-B-C)	0,001	0,979	---	---

\* Valores significativos

atratividade para as formigas que seriam protetoras dessas folhas jovens, defendendo o recurso oferecido pelos NEFs. Essas estruturas geralmente têm um período característico de atividade, após o qual a quantidade e qualidade do recurso disponibilizado podem ser reduzidas (Heil *et al.*, 2000) e, consequentemente, o comportamento mutualístico de formigas pode ter menor influência na aptidão da planta (O'Dowd, 1979; Rutter e Rausher, 2004; Rico-Gray e Oliveira, 2007).

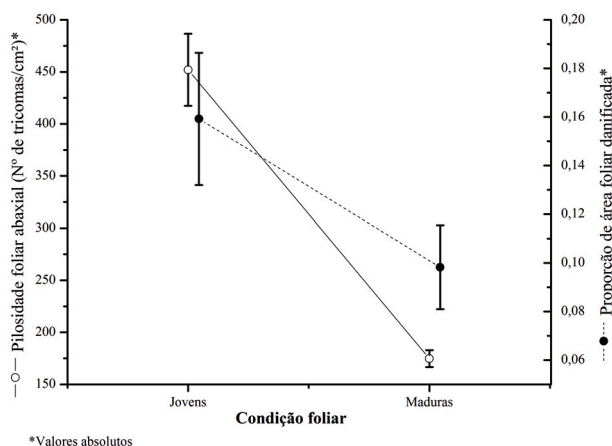
As folhas jovens tiveram 16% (E.P.=3) de área foliar perdida, enquanto folhas maduras tiveram 10% (E.P.=3) (Figura 3) e não diferiram na proporção de área foliar perdida média ( $F_{1,52} = 1,564$ ;  $p = 0,217$  Tabela 1). Em outro estudo em área de cerrado com uma espécie do mesmo gênero, *Qualea parviflora* Mart., as folhas maduras tiveram maiores danos foliares, indicando que as folhas são atacadas por herbívoros quando estão em desenvolvimento, antes de se tornarem mais esclerotizadas (Gonçalves-Alvim *et al.*, 2010, 2011).

Coley *et al.* (1985) verificaram que geralmente os herbívoros que consomem folhas preferem as folhas jovens às maduras, uma vez que em ambientes tropicais cerca de 70% dos danos às folhas (29 espécies tropicais) ocorrem durante o primeiro mês de vida das plantas. Em geral, isso se deve à característica de plantas menores e mais jovens metabolizarem menos compostos secundários (Suzuki *et al.*, 1987). De fato, isso não impede que folhas maduras sejam danificadas por herbívoros, uma vez que grande parte da área foliar danificada é consumida por herbívoros especialistas (Coley e Barone, 1996).

Os eventos de fogo são recorrentes no PESCAN, um deles tendo ocorrido 60 dias antes da coleta de dados. Usualmente, esses eventos causam brotação foliar na comunidade local (Hoffmann, 1998; Hoffmann e Moreira, 2002). Embora essa brotação ocorra em grande escala em períodos pós-fogo, primariamente há uma redução na matéria vegetal disponível para os herbívoros

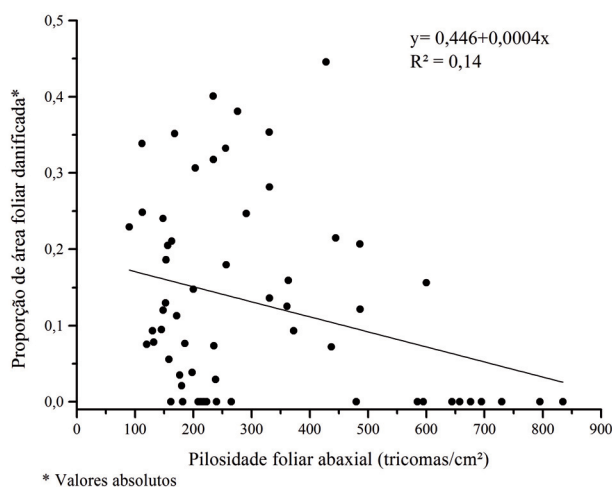
(Cianciaruso *et al.*, 2010; Lopes e Vasconcelos, 2011). Essa redução na matéria vegetal pode ser relacionada com a variação no efeito *per capita* dos herbívoros, uma vez que áreas próximas e não atingidas pelo fogo mantêm folhas disponíveis para os herbívoros (Lopes e Vasconcelos, 2011).

A maioria dos danos causados por herbívoros em regiões neotropicais acontece em uma curta janela de tempo, enquanto as folhas são jovens e em expansão (Marquis e Braker, 1994). Assim, durante o desenvolvimento foliar uma variação do efeito *per capita* dos herbívoros pode alterar as propor-



**Figura 3.** Pilosidade foliar abaxial e proporção de área foliar perdida por danos de herbívoros entre folhas jovens e maduras de *Q. multiflora* em área de cerrado *sensu stricto* no Parque Nacional da Serra de Caldas Novas, Goiás.

**Figure 3.** Leaf abaxial pilosity and proportion of leaf area damaged for herbivorous between young and mature leaves of *Q. multiflora* in Brazilian savanna of Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás.



**Figura 4.** Variação da proporção da área foliar perdida por danos provocados por herbívoros em função da pilosidade foliar abaxial de *Q. multiflora* em cerrado *stricto sensu* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás.

**Figure 4.** Relation between proportion of leaf damage for herbivorous and abaxial pilosity in *Q. multiflora* in Brazilian savanna of Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás.

ções de danos entre folhas jovens e maduras (Kim e Holt, 2012).

A pilosidade foliar abaxial foi significativamente maior ( $t_{(258)}=7.811$ ;  $p<0,001$ ; Tabela 1) em folhas jovens ( $452,01\pm189,32$  tricomas por  $\text{cm}^2 \pm$  erro padrão) que em folhas maduras ( $174,69\pm44,48$  tricomas por  $\text{cm}^2 \pm$  erro padrão) (Figura 3), e está relacionada com a proporção de área foliar danificada por herbívoros ( $F_{1,52}=41,637$ ;  $p<0,001$ ) (Figura 4).

As interações entre as condições dos NEFs, condição foliar e da pilosidade (veja Tabela 1) não mostraram diferenças na proporção de danos por herbívoros. De fato, diferentes estratégias de defesa contra herbívoros podem ser equivalentes em condições distintas (Coley *et al.*, 1985; Bronstein, 1994; Kersch e Fonseca, 2005). Piovia-Scott (2011) verificou que em *Conocarpus erectus* L., um arbusto da família Combrataceae, houve menores danos foliares em plantas cujo morfotipo foliar possuía menor densidade de tricomas, mas que possuíam mais NEFs, sugerindo que uma maior disponibilidade de néctar tenha um efeito indireto contra os herbívoros equiparado à maior densidade da tricomas. Embora não existam estudos sobre a composição química dos tricomas de *Q. multiflora*, sabe-se que as propriedades químicas dos tricomas podem interferir negativamente no crescimento e no desenvolvimento dos insetos em decorrência de ingestão ou contato com suas toxinas, além de impor restrições físicas ao movimento (Southwood, 1986; Medeiros e Moreira, 2002). A pilosidade atua como uma barreira física, que dificulta a ação de herbívoros e insetos fitófagos (Crawley, 1997; Agren e Schemske, 1994). O indumento piloso para folhas jovens possui grande importância, pois atua dificultando o processo de evapotranspiração (Woodman e Fernandes, 1991) e protegendo as folhas de maior importância para a planta contra a herbivoria (Harper, 1989).

Existem quatro estratégias básicas que as plantas utilizam para reduzir os danos por herbívoros: (i) associação com

outras espécies; (ii) escape no espaço; (iii) escape no tempo; e (iv) tolerância a herbívoros. Essas estratégias podem ser utilizadas isoladas ou combinadas, podendo contribuir para a total defesa de uma espécie em particular (Coley *et al.*, 2005). Em *Q. multiflora*, assim como em *Q. parviflora* (Del-claro *et al.*, 1996; Gonçalves-Alvim *et al.*, 2011) e *Q. grandiflora* (Costa *et al.*, 1992), já são conhecidas interações com formigas.

Dado que *Q. multiflora* já tem associações conhecidas com outros organismos, que aumentam sua aptidão contra herbívoros, seu indumento foliar também pode atuar como uma barreira contra herbívoros foliares, uma vez que o aumento na densidade de tricomas tem efeito negativo na proporção de área foliar danificada por herbívoros, independentemente da idade foliar. Em novos estudos, o isolamento de cada mecanismo de tolerância contra os danos por herbívoros pode verificar a participação de cada um deles no processo de defesa da planta.

## Referências

- AGREN, J.; SCHEMSKE, D.W. 1994. Evolution of trichome number in a naturalized population of *Brassica rapa*. *The American Naturalist*, **143**:1-13. <http://dx.doi.org/10.1086/285593>
- BRONSTEIN, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**:214-217. [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90246-1](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(94)90246-1)
- CIANCARUSO, M.V.; SILVA, I.A.; BATALLA, M.A. 2010. Aboveground biomass of functional groups in the ground layer of savannas under different fire frequencies. *Australian Journal of Botany*, **58**:169-174. <http://dx.doi.org/10.1071/BT09136>
- COLEY, P.D.; BARONE, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**:305-335. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>
- COLEY, P.D.; BRYANT, J.P.; CHAPIN, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivory defense. *Science*, **230**:895-899. <http://dx.doi.org/10.1126/science.230.4728.895>
- COLEY, P.D. 1983a. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology*, **64**:426-433. <http://dx.doi.org/10.2307/1939960>
- COLEY, P.D. 1983b. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, **53**:209-234. <http://dx.doi.org/10.2307/1942495>

- COLEY, P.D.; KURSAR, T.A. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs. In: S.S. MULKEY; R.L. CHAZDON; A.P. SMITH (eds.), *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman e Hall, Springer. p. 306-336. [http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8\\_11](http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8_11)
- COLEY, P.D.; LOKVAM, J.; RUDOLPH, K.; BROMBERG, K.; SACKETT, T.E.; WRIGHT, L.; BRENES-ARGUEDAS, T.; DVORETT, D.; RING, S.; CLARK, A.; BAPTISTE, C.; PENNINGTON, T.R.; KURSAR, T.A. 2005. Divergent defensive strategies of young leaves in two species of Inga. *Ecology*, **86**:2633-2643. <http://dx.doi.org/10.1890/04-1283>
- COSTA, F.M.C.B.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; OLIVEIRA, P.S. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecological Entomology*, **17**:363-365. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2311.1992.tb01071.x>
- CRAWLEY, M.J. 1997. Plant-Herbivore Dynamics. In: M.J. CRAWLEY (ed.), *Plant Ecology*. Oxford, Blackwell Publishing, p. 401-474.
- DEL-CLARO, K. 2004. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology*, **33**:665-672. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-566X2004000600002>
- DEL-CLARO, K.; BERTO, V.; RÉU, W. 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. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467400010142>
- FERNANDES, G.W. 1994. Plant mechanical defenses against insect herbivory. *Revista Brasileira de Entomologia*, **38**:421-433.
- GONÇALVES-ALVIM, S.J.; LANA, T.C.; RANIERI, B.D.; SILVEIRA, F.A.O.; RIBEIRO, V.; FERNANDES, G.W. 2010. Growth, defense and herbivory on Young leaves of *Qualea parviflora* (Vochysiaceae) in three different Cerrado habitats. *Neotropical Biology and Conservation*, **5**:86-92. <http://dx.doi.org/10.4013/nbc.2010.52.03>
- GONÇALVES-ALVIM, S.J.; LANA, T.C.; RANIERI, B.D.; FERNANDES, G.W. 2011. Test of hypotheses about herbivory and chemical defences of *Qualea parviflora* (Vochysiaceae) in Brazilian Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, **34**:223-230.
- HARPER, J.L. 1989. The value of leaf. *Oecologia*, **80**:53-58. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00789931>
- HEIL, M.; FIALA, B.; BAUMANN, B.; LINSENMAIR, K.E. 2000. Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Functional Ecology*, **14**:749-757.
- HOFFMANN, W.A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology*, **35**:422-433. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00321.x>



- HOFFMANN, W.A.; MOREIRA, A.G. 2002. The role of fire in population dynamics of woody plants. In: P.S. OLIVEIRA; R.J. MARQUIS (ed.), *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York, Columbia University Press, p. 159-177.
- ISHI, R.; CRAWLEY, M.J. 2011. Herbivore-induced coexistence of competing plant species. *Journal of Theoretical Biology*, **268**:50-61. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.07.042>
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104**:501-528. <http://dx.doi.org/10.1086/282687>
- JEFREE, C.E. 1986. The cuticle, epicuticular waxes and trichomes of plants, with reference to their structure, functions and evolution, In: B. JUNIPER; R. SOUTHWOOD (eds.), *Insects and the plant surface*. London, Edward Arnold, p. 23-64.
- KERSCH, M.F.; FONSECA, C.R. 2005. Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology*, **86**:2117-2126. <http://dx.doi.org/10.1890/04-1916>
- KIM, T.N.; HOLT, R.D. 2012. The direct and indirect effects of fire on the assembly of insect herbivore communities: examples from the Florida scrub habitat. *Oecologia*, **168**:997-1012. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-011-2130-x>
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia: Con un Estudio de los Climas de la Tierra*. México, Fondo de Cultura Económica, 479 p.
- LEVIN, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology*, **48**:3-15. <http://dx.doi.org/10.1086/407484>
- LOPES, C.T.; VASCONCELOS, H. 2011. Fire increases herbivory in a neotropical savanna. *Biotropica*, **43**:612-618. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00757.x>
- MAGNAGO, H.; SILVA, M.T.M.; FONZAR, B.C. 1983. Vegetação. In: Projeto Radambrasil, Folha SE. 22 - Goiânia. Rio de Janeiro (Levantamento de Recursos Naturais, 31), p. 577-636.
- MARQUIS, R.J.; BRAKER, H.E. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. In: L.A. MCDADE; K.S. BAWA; H.A. HESPEHDE; G.S. HARTSHORN (eds.), *La Selva - Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. Chicago, University of Chicago Press, p. 261-281.
- MATTSON JR, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 119-161. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.001003>
- MEDEIROS, L.; MOREIRA, G.R.P. 2002. Moving on hairy surfaces: modifications of *Gratiana spadicea* larval legs to attach on its host plant *Solanum sisymbriifolium*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **102**:295-305. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1570-7458.2002.00950.x>
- MILLER, T.E.X. 2007. Does having multiple partners weaken the benefits of facultative mutualism? A test with cacti and cactus tending ants. *Oikos*, **116**:500-512. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15317.x>
- MORIN, P.J. 1999. *Community Ecology*. Oxford, Blackwell Publishing, 615p.
- NASCIMENTO, E.A.; DEL-CLARO, K. 2010. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a neotropical savanna. *Flora*, **205**:754-756. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2009.12.040>
- NOVAES, A.S.S.; AMARAL FILHO, Z.P.; VIEIRA, P.C.; FRAGA, A.G.C. 1983. Pedologia. In: Projeto Radambrasil, Folha SE. 22 - Goiânia. Rio de Janeiro (Levantamento de Recursos Naturais, 31), p. 413-576.
- O'DOWD, D.J. 1979. Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia*, **43**:233-248. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00344773>
- OLIVEIRA, P.S.; LEITÃO-FILHO, H.F. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*, **19**:140-148. <http://dx.doi.org/10.2307/2388736>
- PIOVIA-SCOTT, J. 2011. The effect of disturbance on an ant-plant mutualism. *Oecologia*, **166**:411-420. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-010-1851-6>
- PRICE, P.W.; BOUTON, C.E.; GROSS, P.; MCPHERON, B.A.; THOMPSON, J.N.; WEIS, A.E. 1980. Interactions among 3 trophic levels - influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**:41-65. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000353>
- RASHBROOK, V.K.; COMPTON, S.G.; LAWTON, J.H. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology*, **73**:2167-2174. <http://dx.doi.org/10.2307/1941464>
- RIBEIRO, S.P.; SANTANA, H.R.; FERNANDES, G.W. 1994. Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica*, **26**:302-307. <http://dx.doi.org/10.2307/2388851>
- RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P.S. 2007. *The ecology and evolution of Ant-Plant Interactions*. Chicago, The University of Chicago Press, 331 p.
- RICKLEFS, R.E. 2010. *A economia da natureza*. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 546 p.
- ROSUMÉK, F.B. SILVEIRA, F.A.O.; NEVES, F.S.; BARBOSA, N.P.U.; DINIZ, L.; OKI, Y.; PEZZINI, F.; FERNANDES, G.W.; CORNELISSEN, T. 2009. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*, **160**:537-549. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-009-1309-x>
- RUTTER, M.T.; RAUSHER, M.D. 2004. Natural selection on extrafloral nectar production in *Chamaecrista fasciculata*: The costs and benefits of a mutualism trait. *Evolution*, **58**:2657-2668.
- SILVA-JUNIOR, M.C. 2005. *100 Árvores do Cerrado*. Brasília, Rede de sementes do Cerrado, 278 p.
- SOUTHWOOD, R. 1986. Plant surfaces and insects - an overview. In: B. JUNIPER, R. SOUTHWOOD (eds.), *Insects and the plant surface*. London, Edward Arnold, p. 1-23.
- SOUZA, J.S.I. 1998. *Entomologia agrícola brasileira*. São Paulo, EDUSP, 620 p.
- SUZUKI, S.; NAKAMOTO, H.; KU, M.S.B.; EDWARDS, G.E. 1987. Influence of leaf age on photosynthesis, enzyme activity and metabolite levels in Wheat. *Plant Physiology*, **84**:1244-1248. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.84.4.1244>
- TILIANAKIS, J.M.; TSCHARNTKE, T.; LEWIS, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, **445**:202-205. <http://dx.doi.org/10.1038/nature05429>
- WOODMAN, R.L.; FERNANDES, G.W. 1991. Differential Mechanical Defense: Herbivory, Evapotranspiration, and Leaf-Hairs. *Oikos*, **60**:11-19. <http://dx.doi.org/10.2307/3544986>

Submitted on January 12, 2012

Accepted on May 14, 2012