UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ / MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

RIQUEZA E ABUNDÂNCIA DE GALHAS EM ESPÉCIES ARBÓREAS DE MANGUE, COM ÊNFASE EM *Avicennia germinans* (L.) STEARN (ACANTHACEAE), NA PENÍNSULA DE AJURUTEUA, BRAGANÇA, PARÁ, BRASIL

RITA DE CASSIA OLIVEIRA DOS SANTOS

Belém-PA
2011

RITA DE CASSIA OLIVEIRA DOS SANTOS

RIQUEZA E ABUNDÂNCIA DE GALHAS EM ESPÉCIES ARBÓREAS DE MANGUE, COM ÊNFASE EM *Avicennia germinans* (L.) STEARN (ACANTHACEAE), NA PENÍNSULA DE AJURUTEUA, BRAGANÇA, PARÁ, BRASIL

Trabalhado apresentado ao Programa de Pós-graduação em Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará para obtenção do grau de doutor em zoologia

Orientador: Dr. Marcus Emanuel Barroncas Fernandes

Belém-PA
2011

FOLHA DE APRESENTAÇÃO

Candidato: Rita Cassia Oliveira dos Santos

Título da Tese: RIQUEZA E ABUNDÂNCIA DE GALHAS EM ESPÉCIES ARBÓREAS DE MANGUE, COM ÊNFASE EM *Avicennia germinans* (L.) STEARN (ACANTHACEAE), NA PENÍNSULA DE AJURUTEUA, BRAGANÇA, PARÁ, BRASIL

Área de concentração: Zoologia

Orientador: Marcus Emanuel Barroncas Fernandes

A comissão Julgadora dos trabalhos de Defesa da Tese de Doutorado, em sessão pública realizada a...../...../....., considerou

( ) Aprovado(a) ( ) Reprovado(a)

Banca Examinadora

Examinadora(a): Assinatura: _____
Nome: Sylmary de Jesus Gonçalves Alvim
Instituição: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) – Brasília-DF

Examinadora(a): Assinatura: _____
Nome: Mario Augusto Gonçalves Jardim
Instituição: Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) – Belém-PA

Examinadora(a): Assinatura: _____
Nome: Maria Cristina Espósito
Instituição: Universidade Federal do Pará (UFPA) – Belém-PA

Examinadora(a): Assinatura:_____
Nome: Marivana Borges Silva
Instituição: Universidade Federal do Pará (UFPA) – Bragança-PA

Presidente: Assinatura: _____
Nome: Ana Lucia da Costa Prudente
Instituição: Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) – Belém-PA

EPÍGRAFE

"O homem não é nada em si mesmo. Não passa de uma probabilidade infinita. Mas ele é o responsável infinito dessa probabilidade."

Albert Camus

DEDICATÓRIA

“Dedico este trabalho a minha família e a todos que torceram por mim, porque são esses os que importam.”

AGRADECIMENTOS

- A Universidade Federal do Pará pela liberação integral para o desenvolvimento do presente trabalho.

- Ao Museu Paraense Emílio Goeldi e ao Programa de Pós-graduação em Zoologia pelo apoio no desenvolvimento do presente trabalho.

- À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Pará (FAPESPA) pelo apoio financeiro concedido sob o processo Edital Nº 004/2007.

- Ao Instituto Internacional de Estudos Brasileiros (IIEB) - Programa BECA (Bolsa – B/2007/02/BDP/05), pelo apoio financeiro.

- Ao Prof. Dr. Marcus Emanuel Barroncas Fernandes pela paciência e apoio indispensável durante todo o período do curso.

- A Dra. Marlucia Bonifacio Martins pela disponibilidade em ajudar sempre.

- Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Manguezal (LAMA): Fernanda, Cesar, Adria, Erneida, Danilo, pelos papos descontraídos no café com pão da tarde.

- A turma do Laboratório de Ecologia de Insetos do Museu Paraense Emílio Goeldi: Ivaneide, Rosângela, Zé, Catarina, D. Luza, Pena, pelo apoio nas minhas passagens no Lab.

- Aos alunos do Curso de Licenciatura em C. Biológicas do Campus de Bragança que auxiliaram em diferentes momentos deste trabalho: Williana, Tayana, Hederson,Geyse, João Emílio.

- À Adria e a Fernanda pelo auxílio na finalização da tese, meu muito obrigada.

- Ao Tárcio Soares e a Mariceny Furtado e cia. pelo apoio no trabalho de campo sempre que necessário.

SUMÁRIO

Folha de apresentação I
Epígrafe II
Dedicatória III
Agradecimentos IV
Sumário V
Lista de figuras VII
Lista de tabelas VIII
Resumo geral X
Capítulo 1 1
Introdução geral 2
O escopo da tese 7
Referências bibliográficas 9
Capítulo 2 16
Are the species of the genus *Avicennia* L. (*Acanthaceae*) a “superhost” plants of gall-inducing arthropods in mangrove forests? 17
1. Introduction 17
2. Gall-inducing arthropods and their hosts in mangrove worldwide 19
3. Gall morphotypes in *Avicennia* 22
4. New records of gall morphotypes in *Avicennia* of the north coast Brazil 23
5. Conclusions 32
7. References 34
Capítulo 3 41
Incidência de insetos exófagos e endófagos em espécies arbóreas de mangue na Península de Ajuruteua, Bragança, Pará 42
Resumo 42
Abstract 43
Introdução 44
Material e métodos 47
Resultados 53
Discussão 62
Agradecimentos 66
Referências bibliográficas 66
Capítulo 4 71
Características arquitetônicas de *Avicennia germinans* (L.) Stearn relacionadas ao aumento da diversidade e abundância de galhas nos manguezais da Península de Ajuruteua, Bragança, Pará, Brasil 72

Resumo 72
Abstract 74
Material e métodos 77
Resultados 81
Discussão 84
Agradecimentos 86
Capítulo 5 91
Conclusão geral 92

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 2 16

Fig. 1. Location of the study area (Furo do Taici) on the Ajuruteua peninsula, Bragança, Pará. 27

Fig. 2. Gall morphotypes observed on the leaves of *A. germinans*: GAB: Globular - 2) adaxial surface, 3) abaxial surfa ce; GBD: Globular - 4) adaxial surface, 5) abaxial surface; GCC: Globular with a central concavity - 6) adaxial surface, 7) abaxial surface; GAD: Globular - 8) adaxial surface, 9) abaxial surface; GLO: Globoid - 10) adaxial surface, 11) abaxial surface; GTA: Globular with a tapering free portion - 12) adaxial surface, 13) abaxial surface; FLA: Fl attened - 14) adaxial surface, 15) abaxial surface; CYL: Cylindrical - 16) adaxial surface, 17) abaxial surface..... 27

Fig. 3. Gall morphotypes observed on the leaves of *A. germinans*: CON: Conical - 18) adaxial surface, 19) abaxial surface; VLC: Volcanic crater - 20) adaxial superfície, 21) abaxial s urface; DIS: Discoid - 22) adaxial surface, 23) abaxial surface; MDR: Midrib - 24) adaxial surface, 25) ab axial surface; PET: Petiolar - 26: adaxial surface, 27) abaxial surface; AOV: Aggregated Ovoid Gall - 28) adaxial surface, 29) abaxial surface..... 28

Capítulo 3 41

Figura 1. Localização da área de estudo e dos sítios de trabalho na Península de Ajuruteua, Bragança, Pará, Brasil. 49

Figura 2. Furo do Taici, Península de Ajuruteua, Bragança, Pará, Brasil. 50

Figura 3. Folha com galhas de *Avicennia germinans* fotocopiada em papel milimetrado. 51

Figura 4 Curvas de regressão significativas para as três combinações de variáveis (CxB; CxAG e CxDE), nos quatro sítios de trabalho na península de Ajuruteua, Bragança, Pará. Área foliar total; Área pastejada; Área ocupada pela galha; Densidade de Galhas; Coeficiente de determinação. 60

Figura 5 Área foliar (cm^2) de *Avicennia germinans* e taxas percentuais de herbivoria por mastigadores e galhadores nos quatro sítios de trabalho, na península de Ajuruteua, Bragança, Pará. 61

Capítulo 4 71

Figura. 1.Localização dos sítios de trabalho no entorno dos Furos do Taici e da Estiva, na Península de Ajuruteua, Bragança, Pará, Brasil. 78

Figura. 2. Comparação das seis variáveis estruturais e de herbivoria por galhadores na Península de Ajuruteua, Bragança, Pará. 83

LISTA DE TABELAS

Capítulo 2 16

Table 1. Gall-inducing arthropods on species of *Avicennia* 21

Table 2. Gall morphotypes of *Avicennia* 25

Table 3. Number (total, mean ± standard deviation) and relative frequency (%) of galls by morphotype found on 1,970 leaves of *Avicennia germinans* (L.) Stearn (Acanthaceae), in the Furo do Taici of the Ajuruteua Peninsula in Bragança, in the Brazilian state of Pará. IDENTIFIED: CON = Conical gall; AOV = Aggregated Ovoid gall; GAB = Globular gall – Abaxial surface; GCC = Globular gall with a Central Concavity; MDR = Midrib gall; GLO = Globoid gall; PET = Petiolar gall; GBD = Globular gall – Abaxial and Adaxial surfaces; CYL = Cylindrical gall; VLC = Volcanic Crater gall; GAD = Globular gall – Adaxial surface; GTA = Globular gall with a tapering free portion; FLA = Flattened gall; DIS = Discoid gall. UNIDENTIFIED: ISD = Initial stage of development; DAM = Damaged; SD = Standard Deviation. 30

Table 4 Description of the gall morphotypes identified on the leaves of Avicennia germinans (L.) Stearn (Acanthaceae), in the Furo do Taici of the Ajuruteua Peninsula in Bragança, in the Brazilian state of Pará. CON = Conical gall; AOV = Aggregated Ovoid gall; GAB = Globular gall – Abaxial surface; GCC = Globular gall with a Central Concavity; MDR = Midrib gall; GLO = Globoid gall; PET = Petiolar gall; GBD = Globular gall – Abaxial and Adaxial surfaces; CYL: Cylindrical gall; VLC = Volcanic Crater gall; GAD = Globular gall – Adaxial surface; GTA = Globular gall with a tapering free portion; FLA = Flattened gall; DIS = Discoid gall; 31

Capítulo 3 41

Tabela 1. Valores médios (± DP; n=7) das taxas de herbivoria de insetos folívoros exófagos e endófagos por folha na Península de Ajuruteua, Bragança – PA. C=área foliar total; R= área foliar remanescente; B=área pastejada (mastigadores); AG=área ocupada pela galha; G=número de galhas; DE= densidade (número de galhas por área foliar total ou G/C); DE1= densidade1 (número de galhas por área foliar remanescente ou G/R); DIF=diferença entre as densidades (DE1-DE); N=número de folhas examinadas; P= nível de significância para o teste de Kruskal-Wallis (H)..... 55

Tabela 2. Comparações dos Sítios entre os tratamentos (Sítio 1 = Furo do Taici, Sítio 2 = Km 17, Sítio 3 = Bosque Anão, Sítio 4 = Furo do Café), através do método de Dunn (teste de Kruskal-Wallis), para cada variável utilizada na análise da herbivoria de insetos folívoros exófagos e endófagos na Península de Ajuruteua, Bragança – PA. C=área foliar total; R= área foliar remanescente; B=área pastejada (mastigadores); AG=área ocupada pela galha em C; G=número de galhas; DE= Densidade de galhas em C (=G/C); DE1=Densidade de Galhas em R; N=número de folhas examinadas; P= nível de significância. n.s.=não significativo. 57

Tabela 3. Resultado da regressão linear, apresentando os valores do coeficiente de correlação de Pearson (R) e do coeficiente de determinação (R2) e respectivos níveis de significância (P), para as três combinações de variáveis (CxB; CxAG e CxDE), nos quatro sítios de trabalho na Península de Ajuruteua, Bragança, Pará. C=Área foliar total; B=Área pastejada; AG=Área ocupada pela galha; DE= Densidade de Galhas; QM=Quadrado Médio;. n.s.=não signficativo. 59

Capítulo 4 71

Tabela. 1. Características estruturais, abundância e riqueza de galhas em *A. germinans* (Acanthaceae), na Península de Ajuruteua, Bragança, Pará. 81

Tabela. 2. Valores da correlação de Spearman (r_s) para combinação das variáveis estruturais da planta hospedeira e herbivoria por galhadores e seus respectivo valores de P. 82

RESUMO GERAL

A maioria dos estudos sobre herbivoria em ecossistemas de manguezal tem focalizado primariamente nos herbívoros mastigadores, a despeito da relativa riqueza de herbívoros endofíticos, principalmente indutores de galhas e minadores. Das 29 espécies de artrópodos indutores de galhas, associados a manguezais, sete espécies já foram formalmente descritas a partir de espécies de *Avicennia* L. (Acanthaceae). Este gênero é formado por dez espécies e possui distribuição pantropical. *A. germinans* (L.) Stearn é a principal espécie hospedeira de artrópodos indutores de galhas no manguezal da península de Ajuruteua em Bragança, Pará. Em um primeiro levantamento de galhadores nesta região, foram identificados 14 morfotipos de galhas (sete destes pertencentes à família Cecidomyiidae: Insecta: Diptera). Em função do elevado número de morfotipos de galhas identificados colonizando *A. germinans*, esta espécie foi apontada como uma superhospedeira de organismos indutores de galhas. A incidência de galhas sobre as espécies arbóreas (*A. germinans*, *L. racemosa* e *R.mangle*) típicas dos manguezais da península de Ajuruteua, foi investigada. Os espécimes de *A. germinans* foram avaliados quanto à infestação por galhas tanto sob condições normais de salinidade quanto sob estresse salino. O trabalho de campo foi realizado em quatro sítios de trabalho: Furo do Taici, Km17, Bosque Anão de *A. germinans* e Furo do Café. Um total de 1.575 folhas foi examinado, sendo 525 para cada uma das espécies de mangue registradas nessa área. *A. germinans* apresentou 2.221 galhas, com incidência de 1,4 galhas por folha. O Bosque Anão de *A. germinans* foi o que apresentou o mais alto valor de salinidade. A alta salinidade verificada nesta área implicou em baixo desenvolvimento das plantas (nanismo), diminuição da área foliar e aumento da esclerofilia, características estas que parecem favorecer a infestação por herbívoros galhadores. A riqueza e abundância de galhadores também foram avaliadas em quatro estádios ontogenéticos de *Avicennia germinans*. A arquitetura das plantas se constitui em um dos fatores determinantes na

associação entre os insetos indutores de galha e suas respectivas plantas hospedeiras. Partindo desse pressuposto, testou-se a “hipótese da arquitetura da planta” que prediz uma correlação positiva entre a riqueza de espécie de galhadores e a complexidade estrutural das plantas, como resultado de um processo de sucessão ontogenética. Para a análise da complexidade estrutural dessa espécie de mangue, as seguintes variáveis foram utilizadas: altura, número total de folhas e número total de folhas galhadas, as quais foram correlacionadas com a riqueza e a abundância de galhas. Os estádios de desenvolvimento para *A. germinans* foram determinados de acordo com a altura dos indivíduos: 1º estádio (8 a 30 cm; n=31); 2º estádio (31 a 60 cm; n=13); 3º estádio (61 a 150 cm; n=09) e 4º estádio (151 a 300 cm; n=10). Um total de 63 indivíduos e 7.608 folhas foi analisado. As características estruturais da planta foram positivamente e significativamente correlacionadas com a abundância e riqueza de galhas nos quatro estádios de desenvolvimento. Os resultados para *Avicennia germinans* mostram que esse tipo de herbivoria começa nos estádios iniciais do desenvolvimento do indivíduo, isto é, ainda na fase de plântula, e refletem o fato de que as plantas de maior porte disponibilizam maior quantidade de recursos para os insetos indutores de galha. Assim, um aumento na altura e no número de total de folhas implicou em um aumento de área *per se* e em maior visibilidade favorecendo o acesso à utilização de *A. germinans* pelos herbívoros ocorrentes no manguezal, e isso inclui a assembléia de artrópodos indutores de galhas.

Palavras-chave: Manguezal, costa norte, herbívoros endofíticos, herbívoros mastigadores, *A.germinans*.

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

O ecossistema

O manguezal é um ecossistema litorâneo, que ocupa um quarto da costa tropical e subtropical ao redor do mundo (Chapman, 1975). As florestas de mangue são formadas por um conjunto de espécies vegetais, taxonomicamente ímpares, as quais apresentam adaptações aos hábitats salinos e anóxicos, e estão entre os ecossistemas mais produtivos do mundo (Lugo & Snedaker, 1974; Stewart & Poop, 1987).

Uma das principais características dos manguezais é a sua baixa diversidade florística (Tomlinson, 1986). Nas regiões neotropicais, por exemplo, as florestas de mangue são dominadas pelos gêneros *Avicennia* L., *Rhizophora* L. e *Laguncularia* Gaertn. f. (Hogarth, 1999). Por outro lado, a fauna de invertebrados nesse sistema é rica em indivíduos e espécies. De acordo com Sasekumar (1974), os invertebrados representam quantitativamente o principal grupo animal residente em florestas de mangue. Segundo Hogarth (1999), os insetos representam sempre uma grande porcentagem da fauna de invertebrados presentes no manguezal e podem desempenhar o papel de herbívoros, detritívoros ou predadores.

Herbivoria no manguezal

Muitos estudos sobre herbivoria em áreas de manguezal apresentam apenas um pequeno montante de informações sobre as comunidades de herbívoros, com exceção dos trabalhos de Murphy (1990) e Burrows (2003) que apresentam extensos catálogos de insetos herbívoros para o sudeste da Ásia e nordeste da Austrália, respectivamente.

O baixo número de pesquisas sobre insetos em florestas de mangue parece estar baseado, em parte, na idéia de que relações coevolutivas envolvendo animais e plantas são raras neste sistema, contudo, esta idéia reflete muito mais a pequena quantidade de estudos

baseados na história natural dos diversos grupos de invertebrados do que no funcionamento do ecossistema (Tomlinson, 1986; Veenakumary *et al.*, 1997). Além disso, alguns autores afirmam que não existe uma fauna de insetos herbívoros especializada em florestas de mangue, muito provavelmente, em função dos altos níveis de salinidade e pelo fato das folhas de algumas espécies de mangue apresentarem altas quantidades de compostos secundários (ex. tanino) e baixos níveis nutricionais (Chapman, 1976; Huffaker *et al*., 1984; Janzen, 1985; Lacerda *et al*., 1986; Robertson & Duke, 1987; Feller, 1995; Hogarth, 1999; Kathiresan & Bingham, 2001).

A questão da herbivoria no manguezal é ainda muito incipiente em função do pequeno esforço de pesquisa despendido, quando comparado ao estudo de outros processos ecológicos nesse ecossistema (Tong *et al*., 2006). O papel da herbivoria, nos fluxos de energia e na ciclagem de nutrientes, varia entre e dentro dos diversos tipos de floresta. No manguezal, por exemplo, tem importância relativa no que diz respeito à transferência de matéria orgânica, apresentando diferentes taxas de perda foliar, dependendo da espécie vegetal e sua distribuição geográfica (Redfield, 1982; Robertson & Duke, 1987; Lee, 1991).

Alguns autores têm enfocado a perda de área foliar como um aspecto importante no estudo da herbivoria no ecossistema manguezal (Onuf *et al*., 1977; Johnstone, 1981; Lacerda *et al.*, 1986, Tong *et al*., 2006). Contudo, a maioria destes estudos é baseada somente em medidas de perda de área foliar (Heald, 1971; Robertson & Duke, 1987, Robertson *et al.*, 1992; Kathiresan & Bingham, 2001). Estas análises, em geral, não levam em conta a perda de material foliar resultante da ação de insetos sugadores de seiva, minadores e galhadores, nem a destruição de folhas e ramos jovens, em início de desenvolvimento. Desta forma, a perda de área foliar deve ser subestimada, em função de determinados procedimentos metodológicos e pela falha, na maioria das pesquisas, em não incluir os mais diversos tipos herbivoria causadas por insetos (Burrows, 2003).

O impacto dos insetos herbívoros sobre as suas respectivas plantas hospedeiras estende-se além da simples remoção tecidual ou da seiva elaborada, podendo incluir o disparo de mecanismos de defesa induzidos pela planta hospedeira (Karban & Myers, 1989), aumento na qualidade do alimento (Tuomi *et al.*, 1994) e mudanças na arquitetura da planta (Whitham & Mopper, 1985; Paige & Whitham, 1987). Todos estes efeitos podem ter conseqüências secundárias sobre outros herbívoros, em função da modificação na qualidade do recurso restante (Larson, 1989).

As galhas e seus indutores

As galhas resultam do crescimento anormal de células, tecidos ou órgãos vegetais devido ao aumento no volume da célula (hipertrofia) e/ou no número de células (hiperplasia) em resposta à alimentação ou outro estímulo, que pode ser disparado por diversas espécies de organismos, excetuando-se atualmente, bactérias e fungos, os quais levam ao desenvolvimento de tumores amorfos (Rohfritsch & Shorthouse 1982; Dreger-Jauffret & Shorthouse 1992; Raman *et al.* 2005; Raman 2007). Do ponto de vista evolutivo galhas podem ser entendidas como extensão do fenótipo do inseto ou um tipo de adaptação onde o indutor obtém tecido vegetal de alta qualidade e proteção de inimigos naturais e/ou das condições adversas do ambiente (Price *et al.* 1986; 1987; Weis *et al.* 1988; Nyman & Julkunen-Tiitto 2000; Stone & Schönrogge 2003).

A maioria das galhas é induzida por invertebrados da classe Insecta (galhas entomógenas) e por ácaros. Membros das ordens Hemiptera, Thysanoptera e da classe Arachnida (ácaros) produzem galhas em forma de cavidades ocas que ficam permanentemente abertas para o exterior e são ditas galhas abertas, enquanto as galhas produzidas por insetos endopterigotas, como aqueles pertencentes às ordens Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera e Diptera, não tem aberturas permanentes e são conhecidas

como galhas fechadas (Daly *et al*., 1998). Dentre os insetos galhadores, o grupo que apresenta maior diversidade é a família Cecidomyiidae (Diptera) (Mani, 1964; Gagné, 1989; Gagné, 1994).

A riqueza de galhadores e os morfotipos de galhas

A riqueza global de insetos galhadores foi recentemente estimada em 120.000 espécies (Espírito-Santo & Fernandes 2007). Os cecidomiídeos (Diptera; Cecidomyiidae) representam o maior táxon de insetos indutores na região Neotropical (Fernandes *et al*. 1996; Lara & Fernandes, 1996), com aproximadamente 500 espécies descritas e classificadas em 170 gêneros (Gagné 1994, 2004). Contudo, a riqueza de cecidomiídeos galhadores ainda é altamente subestimada.

A maioria dos insetos galhadores é altamente especializada em suas plantas e órgãos hospedeiros, significando que, induzem galhas sobre uma ou poucas espécies vegetais intimamente relacionadas (Dreger-Jauffret & Shorthouse 1992; Floate *et al.* 1996). Além disso, vários autores têm usado morfotipos de galha como substitutos das espécies de insetos galhadores (Fernandes & Price 1988; Floate *et al.* 1996; Price *et al.* 1998; Hanson & Gómez-Laurito 2005), em função da alta especificidade observada para o grupo. Como um resultado desta alta especificidade, os morfotipos de galhas também têm sido usados como ferramentas na sistemática vegetal (Raman 1996; Abrahamson *et al.* 1998), e como bioindicadores da qualidade de habitats (Julião *et al.* 2005).

Nas regiões tropicais onde o conhecimento taxonômico das espécies de cecidomiídeos é escasso, o uso dos morfotipos de galha associado com a espécie de planta hospedeira em substituição à identificação da espécie indutora de cecidomiídeo é amplamente utilizado em estudos ecológicos (Fernandes & Price 1988; Fernandes *et al.* 1996, 2001; Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001; Araújo *et al.* 2003; Dalbem &

Mendonça 2006; Urso-Guimarães & Scareli-Santos 2006). Estes estudos assumem que diferenças em morfologia e planta hospedeira refletem diferentes espécies indutoras.

A complexidade estrutural das plantas e a riqueza e abundância de galhas

A hipótese da complexidade estrutural da planta hospedeira prediz que plantas estruturalmente complexas irão ter mais nichos disponíveis, e, portanto, abrigar um número maior de espécies de herbívoros do que plantas estruturalmente menos complexas (Lawton & Schröder 1987). A complexidade estrutural da planta é o resultado de uma combinação do tamanho, da forma de crescimento, da variedade de estruturas acima do solo e da persistência destas estruturas na planta (Lawton 1983; Strong *et al*. 1984).

Ao menos dois fatores estão envolvidos na herbivoria em plantas estruturalmente complexas, o da própria complexidade estrutural, e o aumento de área foliar. A arquitetura mais complexa de uma planta representa também um aumento no tamanho (altura) da mesma. Segundo Lawton (1983) plantas mais altas, se tornam mais aparentes no tempo e no espaço, sendo mais fáceis de serem localizadas por herbívoros. Além disso, plantas maiores também implicam em um maior número de sítios tanto de oviposição quanto de alimentação para herbívoros.

A maior complexidade estrutural da planta hospedeira influencia a riqueza e a abundância de espécies de herbívoros como resultado da criação de um maior número microhabitats, com diferentes temperaturas e umidades (Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001), aumento do suporte às populações maiores de herbívoros, reduzindo, portanto, a probabilidade de extinção, e pela disponibilização de mais sítios de refúgio, permitindo uma maior persistência de espécies mais suscetíveis a predação (Collevatti & Sperber 1997) . No caso de artrópodes galhadores que passam boa parte do ciclo de vida como organismos sésseis, em suas plantas hospedeiras, estas vantagens consequentes do

aumento de complexidade são traduzidas como um aumento da sobrevivência para o grupo (Araújo *et al.* 2006).

O ESCOPO DA TESE

O capítulo 1 se constitui em uma introdução geral contextualizando o ecossistema onde se desenvolve o estudo, apresentando dados da literatura sobre o processo de herbivoria no manguezal, envolvendo herbívoros exófagos e endófagos, definindo o que é uma galha, e enfatizando a importância da interação artrópode galhador-planta hospedeira. Por fim, pontua alguns fatores intrínsecos da planta hospedeira que interferem na riqueza e abundância de galhas.

O capítulo 2 apresenta uma revisão sobre herbivoria por artrópodes endofíticos (galhadores) sobre as espécies de *Avicennia* em diferentes regiões do globo, mostrando que em algumas localizações geográficas, as espécies deste gênero são as mais atacadas por indutores de galhas. Aborda ainda, quais os possíveis fatores envolvidos na infestação diferencial por galhadores das espécies de mangue e mostra que de um total de dez espécies de *Avicennia*, quatro já foram relatadas como hospedeira de artrópodes indutores de galhas.

O capítulo 3 investiga a incidência de galhas em espécies arbóreas de mangue na península de Ajuruteua, testa o efeito da salinidade sobre a herbivoria e o papel relativo de mastigadores e galhadores em quatro sítios de trabalho na península de Ajuruteua;

O capítulo 4 testa o efeito da complexidade estrutural (tamanho e número de folhas) ao longo do desenvolvimento ontogenético sobre a riqueza e abundância de galhadores em *A. germinans*.

O capítulo 5 apresenta evidências que espécies do gênero *Avicennia* são preferencialmente atacadas por herbívoros endofíticos; identifica espécies do gênero *Avicennia* como super-hospedeiras de indutores de galhas. Demonstra o efeito da alta salinidade e esclerofilia foliar no aumento da incidência de galhas em *Avicennia germinans*. Demonstra que características biológicas de *Avicennia* contribuem para a maior incidência de herbívoros galhadores nestas espécies. Demonstra a importância da complexidade estrutural na abundância e riqueza de galhadores.

Referências bibliográficas

Abrahamson, W. G.; G. Melika; R. Scravord & G. Csóka. 1998. Gall inducing insects provide insights into plant systematic relationships. **American Journal of Botany 85**: 1159–1165.

Araújo, A. P. A.; Carneiro M. A. A. & G. W. Fernandes. 2003. Efeitos do sexo, do vigor e do tamanho da planta hospedeira sobre a distribuição de insetos indutores de galhas em *Baccharis pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae). **Revista Brasileira de Entomologia 47**: 483–490.

Araújo, A. P. A.; De Paula, J. D.; Carneiro, M. A. A. & Schoereder, J. H. 2006. Effects of host plant architecture on colonization by galling insects. **Austral Ecology 31**: 343–348.

Burrows, D. W. 2003. **The role of insect leaf herbivory on the mangroves *Avicennia marina* e *Rhizophora stylosa***. Tese de Doutorado. School of Tropical Ecology, James Cook University, Austrália, 238 p.

Chapman, V.J., 1975. **Mangrove biogeography**. *In*: Walsh, G.E., Snedaker, S.C., Teas, H.J. (Eds.), Proc. Internat. Sympos. Biol. Manag. Mangr., vol. 1, Gainesville, University of Florida, pp. 3–21.

Chapman, V. J. 1976. **Mangrove vegetation**. Cramer, Vaduz. 447 p.

Collevatti, R. G. & C. F. Sperber. 1997. The gall makes *Neopelma baccharidis* Burck. (Homoptera: Psyllidae) on *Baccharis dracunculifolia* DC (Asteraceae): individual, local and regional patterns. **Anais da Sociedade Entomólogica do Brasil 26**: 45–53.

Dalbem, R. V. & Mendonça, M. S. 2006. Diversity of galling arthropod sand host plants in a subtropical forest of Porto Alegre, Southern Brazil. **Neotropical Entomology 35**:616–624.

Daly, H. V; Doyen, J. T. & Purcell III, A. H. 1998. **Introduction to insect biology and diversity**. Oxford University Press. 2ª Ed. Oxford.

Dreger-Jauffret, F. & Shorthouse, J. D. 1992. Diversity of gall-inducing insects and their galls, p. 8–33. *In*: J. D. Shorthouse & O. Rohfritsch (Eds.). **Biology of insect-induced galls**. Oxford, Oxford University Press, xi+285 p.

Espírito-Santo, M. M. & Fernandes, G. W. 2007. How many species of gall-inducing insects are there on earth, and where are there? **Annals of the Entomological Society of America 100**: 95–99.

Fernandes, G. W. & Price, P. W. 1988. Biogeografical gradients in galling species richness: tests of hypothesis. **Oecologia 76**: 161-167.

Fernandes, G. W.; Carneiro, M. A. A.; Lara, A. C. F.; Allain, L. R.; Julião, G. R.; Andrade, G. I.; Reis, T. R. & Silva, I. M. 1996. Galling insects on Neotropical species of *Baccharis* (Asteraceae). **Tropical Zoology 9**: 315–332.

Fernandes, G. W.; Julião, G. R.; Araújo, R. C.; Araújo, S. C.; Lombardi, J. A.; Negreiros, D. & Carneiro, M. A. A. 2001. Distribution and morphology of insect galls of the Rio Doce Valley, Brazil. **Naturalia 26**: 211–244.

Feller, I. 1995. Effects of nutrients enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle*). **Ecological Monographs 65**: 477-505.

Floate, K. D.; Fernandes, G. W. & Nilsson, J. A. 1996. Distinguishing intrapopulacional categories of plants by their insect faunas: galls on rabbitbrush. **Oecologia 105**: 221–29.

Gagné, R. J. 1989. **The plant-feeding gall midges of North America**. Cornell University Press. Ithaca. 356 p.

Gagné, R. J. 1994. **The gall midges of neotropical region**. Comstock, Ithaca, New York.

Gagné, R. J. 2004. A catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the world. **Memoirs of the Entomological Society of Washington 25**: 1–408.

Gonçalves-Alvim, S. J. & Fernandes, G. W. 2001a. Biodiversity of galling insects: historical community and habitat effects in four neotropical savannas. **Biodiversity and Conservation 10**: 79-98.

Gonçalves-Alvim, S. J. & Fernandes, G. W. 2001b. Comunidades de insetos galhadores (Insecta) em diferentes fisionomias do cerrado em Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia. 18 (supl. 1)**: 289-305.

Hanson, P. E. & Gómez-Laurito, J. 2005. Diversity of gall-inducing Arthropods of Costa Rica, p. 673–692. *In*: A. Raman, C. W. Schaefer & T. M. Withers (Eds.). **Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods, Vol. 2.** New Hampshire, Science Publishers Inc., xxi+817 p.

Heald, E. J. 1971. The production of organic detritus in a south Florida estuary. **Sea Grant Technical Bulletin** Nº 6. University of Miami, Miami, 110 pp.

Hogharth, P. J. 1999. **The biology of mangroves**. Oxford University Press. New York. 288 p.

Huffaker, C. B.; Dahlsten, D. L.; Janzen, D. H. & Kennedy, G. G. 1984. Insect influences in the regulation of plant populations and communities. 659-695 pp. *In*: Huffaker, C. B. & Rabb, R. L. (eds.). **Ecological Entomology**. John Wiley & Sons, New York, USA.

Janzen, D. H. 1985. Mangroves: wheres´s the understorey? **Journal of Tropical Ecology 1**: 89-92.

Johnstone, I. M. 1981. Comsumption of leaves by herbivores in mixed mangroves stands. **Biotropica 13**: 252-259.

Julião, G. R.; Fernandes, G. W.; Negreiros, D.; Bedê, L. & Araújo, R. G. 2005. Insetos galhadores associados a duas espécies de plantas invasoras de áreas urbanas e peri-urbanas. **Revista Brasileira de Entomologia. 49**: 97-106.

Karban, R. & Myers, J. H. 1989. Induced plant responses to herbivory. **Annual Review Ecology and Systematics 20**: 331-348.

Kathiresan, K. & Bingham, B. L. 2001. Biology the mangroves and mangrove ecosystems. **Advances in Marine Biology 40**: 81-251.

Lacerda, L. D.; José, D. V.; Resende, C. E.; Francisco, M. C. F.; Wasserman, J. C. & Martins, J. C. 1986. Leaf chemical characteristics affecting herbivory in New World mangrove forest. **Biotropica 18**: 250 255.

Lara, A. C. F. & Fernandes, G. W. 1996. The highest diversity of galling insects: Serra do Cipó, Brazil. **Biodiversity Letters 3**: 111-114.

Larson, S. 1989. Stressful times for the plant stress-insects performance hypothesis. **Oikos 56**: 277-283.

Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. **Annual Review of Entomology 28**: 23–39.

Lawton, J. H. & D. Schroder. 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insects associated with British plants. **Nature 265**:137–140.

Lee, S. Y. 1991. Herbivory as ecological process in a *Kandelia candel* (Rhizophoraceae) mangal in Hong Kong. **Journal of Tropical Ecology 7**: 337-348.

Lugo, A. E. & Snedaker, S. C. 1974. The ecology of mangroves. **Annual Review Ecology and Systematics 5**: 39-64.

Mani, M. S. 1964. **Ecology of plant galls**. Hague, Netherlands: Dr. Junk.

Murphy, D. H. 1990. The natural history of insect herbivory on mangrove trees in and near Singapore. **Raffles Bulletin of Zoology 38**: 119-204.

Nyman, T. & R. Julkunen-Tiitto. 2000. Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97**: 13184–13187.

Onuf, C. P. D.; Teal, J. M. & Valiela, I. 1977. Interactions of nutrients, plant growth, and herbivory in a mangrove ecosystem. **Ecology 58**: 514-526.

Paige K.N. & Whitham, T.G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. **American Naturalist 129**: 407-416.

Price, P. W.; Waring, G. & Fernandes, G. W. 1986. Hypothesis on the adaptive nature galls. **Proceedings of the Entomological Society Washington 88**: 361-363.

Price, P. W.; Fernandes, G. W. & Waring, G. 1987. Adaptive nature of insect galls. **Environmental Entomology 16**: 15-24.

Price, P. W.; Fernandes, G. W.; Lara, A. C. F.; Brawn, J.; Barrios, H.; Wright, M. G.; Ribeiro, S. P. & Rothcliff, N. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. **Journal of Biogeography 25**: 581-591.

Raman, A. 1996. Nutritional diversity in gall‐inducing insects and their evolutionary relationships with flowering plants. **International Journal of Ecology & Environmental Sciences** 22: 150-160.

Raman, A.; Schaefer, C. W. & Withers, T. M. 2005. **Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods, Vol. 1 and 2**. New Hampshire, Science Publishers Inc.,xxi+817 p.

Raman, A. 2007. Insect-induced plant galls of India: unresolved questions. **Current Science** 92: 748-757.

Redfield, J. A. 1982. Trophic relationships in mangrove communities. *In*: B. F. Clowgh (Ed.) **Mangrove ecosystems in Australia: structure, function and manangment**. *ANU Press*.259-263.

Robertson, A. I. & Duke, N. C. 1987. Insect herbivory on mangrove leaves in North Queensland. **Autralian Journal of Ecology 12**: 1-7.

Robertson, A. I.; Alongi, D. M. & Duke, N. C. 1992. Food chains and carbon fluxes. 293-329 pp. *In*: Robertson, A. I. & Alongi, D. M. (eds.) **Tropical mangrove ecosystems.**

Coastal and Estuarine studies. Vol. 41, American Geophysical Union, Washington, D.C.

Rohfritsch, O. & Shorthouse, J. D. 1982. Insect galls, p. 131-152. *In:* G. Kahl & J. S. Schell (eds.). **Molecular biology of plant tumors**. New York, Academic Press, xxiv+615 p.

Sasekumar, A. 1974. Distribution of macrofauna on a Malayan mangrove shore. **Journal Animal Ecology 43**: 51-69.

Stewart, G. R. & Popp, M. 1987. The ecophysiology of mangrove. *In*: Plant life in aquatic and amphibious habitats (Ed.): R. M. Crawford. Academic Press, London. pp. 333-345.

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

Strong, D. R.; Lawton, J. H. & Southwood, T. R. E. 1984. **Insects on plants: community patterns and mechanisms**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, vi+245 p.

Tomlinson, P. B. 1986. **The botany of mangroves**. Cambridge University Press, Cambridge. 413pp.

Tong, Y. F.; Lee, S. Y. & Morton, B. 2006. The herbivore assemblage, herbivory and leaf chemistry of the mangrove *Kandelia obovata* in two contrasting forests in Hong Kong. **Wetlands Ecology and Management** 14: 39–52.

Tuomi, J.; Nilsson, P. & Astrom, M. 1994. Plant compensatory responses: bud dormancy as an adaptation to herbivory. **Ecology 75**: 1429-1436.

Urso-Guimarães, M. V. & Scarelli-Santos, C. 2006. Galls and gall makers in plants from the Pé-de-Gigante Cerrado Reserve, Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil. **Brazilian Journal of Biology 66**: 357–369.

Veenakumari, K.; Mohanraj, P. & Bandyopadhyay, A. K. 1997. Insect herbivores and their natural enemies in the mangals of the Andaman and Nicobar Islands. **Journal of Natural History 31**: 1105-1126.

Weis, A. E.; Walton, R. & Crego, C. L. 1988. Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. **Annual Review of Entomology 33**: 467–486.

Whitham, T. G. & Mopper, S. 1985. Chronic herbivory: impacts on architecture and sex expression of pinyon pine. **Science 228**: 1089-1091.

CAPÍTULO 2

Are the species of the genus *Avicennia* L. (Acanthaceae) a "superhost" plants of gall-inducing arthropods in mangrove forests?

Rita de Cassia Oliveira dos Santos, Marcus Emanuel Barroncas Fernandes and Marlucia Bonifácio Martins

Additional information is available at the end of the chapter

http://dx.doi.org/

1. Introduction

Some plant species, especially angiosperms, present infestation by invertebrates that modify the general appearance of their vegetative and/or reproductive parts, known as galls. The galls are the result of abnormal growth of cells, tissues or organs due to an increase in cell volume (hypertrophy) and/or in the number of cells (hyperplasia) in response to feeding or to stimuli caused by foreign bodies, except for other inducing agents such as fungi and bacteria, which lead to amorphous tumor formation (Rohfritsch & Shorthouse 1982; Dreger-Jauffret & Shorthouse 1992; Raman *et al.* 2005; Raman 2007).

Gall-inducing arthropods have a highly specific relationship with their host plants, and normally attack only a single or a few closely-related plant species (Dreger-Jauffret & Shorthouse 1992). This degree of specialization facilitates the recognition of the diversity of gall-inducing insects, for example, in a given locality or plant species (Carneiro *et al*. 2009). The presence in some plant communities of species that support a relative rich fauna of gall-inducing insects has resulted in these plants being referred to as "superhost", whose local and regional distribution have a decisive influence on the local and regional galling diversity (Veldtman & McGeoch, 2003; Espírito-Santo *et al.*, 2007; Mendonça, 2007).

Some plant species, from a range of biogeographic regions and ecosystems, present a wide variety of gall morphotypes (Fernandes & Price 1988; Waring & Price 1989; Blanche 2000; Stone *et al.* 2002; Cuevas-Reyes *et al*. 2003). In the Neotropical region, for example, "superhosts" have been identified in a number of different habitat types, such as highland rocky grassland ("campo rupestre"), involving the species *Baccharis concinna* (Carneiro *et al.* 2005) and *Baccharis pseudomyriocefala* (Lara *et al.* 2002), and *Copaifera langsdorffii* (Oliveira *et al.* 2008), associated with litholic habitats ("canga"), as well as halophytic formations, where examples include *Eugenia umbelliflora* (Maia 2001b; Monteiro *et al.* 2004) and *Guapira opposita* (Oliveira & Maia 2005). In the temperate zone, Waring & Price (1989) and Gagné & Waring (1990) have also identified the creosote bush (*Larrea tridentata*) as a "superhost" for Cecidomyiidae (Diptera) species of the *Asphondylia auripila* group.

The vast majority of the studies of herbivory by insects in mangrove forests have focused on leaf-chewing species (Cannicci *et al*. 2008), adding the fact that little is known about interactions involving endophytic forms such as leaf miners or gall-inducing species (Gonçalves-Alvim *et al*. 2001; Burrows 2003; Menezes & Peixoto 2009).

The genus *Avicennia* has pantropical distribution, comprising the following species: *A. alba* Blume, *A. bicolor* Standley, *A. eucalyptifolia* (Zipp. ex Miq.) Moldenke, *A. germinans* (L.) Stearn, *A. integra* Duke, *A. lanata* Ridley, *A. marina* (Forks.) Vierh., *A. officinalis* L., *A. rumphiana* Hallier f. e *A. schaueriana* Stapf and Leechman ex Moldenke (WORMS 2010). Based on the fact that the genus *Avicennia* presents a great variety of gall morphotypes and hence many gall-inducing arthropods, the present study aims to review this plant-gall association describing what is known so far, and to verify whether the species of *Avicennia* are "superhost" plants of tropical mangrove forests.

2. Gall-inducing arthropods and their hosts in mangrove worldwide

Of the nine species of gall-inducing arthropods described for mangrove plants in different parts of the world, two species (Acari: Eriophyidae) were described in the genus *Laguncularia* L. (Combretaceae) (Flechtmann *et al.* 2007) and seven species (Diptera: Cecidomyiidae) in the genus *Avicennia* L. (Acanthaceae) (Cook 1909; Felt 1921; Gagné & Law 1998; Gagné & Etienne 1996). Besides, there are twenty-two morphotyped already described, totalizing 29 species of Cecidomyiidae recorded on four species of *Avicennia* (Table 1). Table 1 also presents three other groups of arthropods (Acari, Hemiptera, and Hymenoptera), which have been registered associated with mangroves around the world, and the family Cecidomyiidae stands out as the main group of galling in this ecosystem.

In fact, the species of the genus *Avicennia* have been identified as hosts of gall-inducing cecidomyiids in the Neotropical region since the beginning of the twentieth century. Gagné & Etienne (1996) reviewed the data on this phenomenon and proposed that the insect *Cecidomyia avicenniae* (Diptera, Cecidomyiidae), described by Cook in 1909 in *Avicennia nitida* in Cuba and Central America, should be reassigned to the species *Meunieriella avicenniae* (Cook). They also emphasized the fact that Tomlinson (1986) considered *A. nitida* to be a synonym of *A. germinans*.

Galls similar to those described by Cook at the beginning of the century were also identified subsequently in *A. tomentosa* in the Brazilian state of Bahia (Tavares 1918), and in *Avicennia officinalis* in French Guiana (Houard 1924). However, the two mangrove species identified in these studies were in fact *A. germinans* or *Avicennia schaueriana*, given that *A. tomentosa* is a synonym of *A. germinans* and *A. officinalis* is found only in the Old World (Tomlinson 1986). In addition, Gagné (1994) identified

rounded and smooth galls in *A. germinans* in Florida (USA) and Belize, while Gagné & Etienne (1996) identified the same gall morphotypes in specimens of *A. germinans* in Guadalupe and San Martin, in Central America. In Belize, Central America, Farnsworth & Ellison (1991) identified two gall morphotypes in *A. germinans*, but without identifying the inducing agent. Jiménez (2004) highlighted the presence of leaf galls induced by *Telmapsylla minuta* (Psyllidae: Homoptera), by three undetermined species of Cecidomyiidae, and an unidentified mite species in *A. germinans*, in Costa Rica.

In Ranong, Thailand, the occurrence of four gall-inducing insects in *A. officinalis* was recorded, being two induced by undetermined species of Cecidomyiidae, one by an unidentified mite species belonging to the family Eriophyidae and another by *Stefaniella falcaria* Felt (Diptera: Cecidomyiidae) (Rau & Murphy, 1990). Subsequently, Gagné & Law (1998) reviewed a material from Java and redescribed and transferred the species *Stefaniella falcaria* to the new genus *Actilasioptera*.

Plant host	Inducing taxon	Reference
A. germinans	CECIDOMYIIDAE	
(6 spp.)	*Meunieriella avicenniae*	Tavares 1918; Houard 1924; Gagné & Etienne
	Undet. sp. A	Jiménez 2004
	Undet. sp. B	Jiménez 2004
	Undet. sp. C	Jiménez 2004
	PSYLLIDAE	
	Telmapsylla minuta	Jiménez 2004
	ACARI	
	Undet. sp. A	Jiménez 2004
A. marina	CECIDOMYIIDAE	
(16 spp.)	*Actilasioptera coronata*	Gagné & Law 1998
	Actilasioptera falcaria	Kathiresan 2003
	Actilasioptera pustulata	Gagné & Law 1998
	Actilasioptera subfolium	Gagné & Law 1998
	Actilasioptera tuberculata	Gagné & Law 1998
	Actilasioptera tumidifolium	Gagné & Law 1998
	Undet. sp. A	Sharma & Das 1994; Sharma *et al*. 2003
	Undet. sp. B	Sharma & Das 1994; Sharma *et al*. 2003
	Undet. sp. C	Sharma & Das 1994; Sharma *et al*. 2003
	Undet. sp. D	Sharma & Das 1994; Sharma *et al*. 2003
	Undet. sp. E	Sharma & Das 1994; Sharma *et al*. 2003
	Undet. sp. F	Sharma & Das 1994; Sharma *et al*. 2003
	ERYOPHYIDAE	
	Undet. sp. A	Gagné & Law 1998
	COCCIDAE	
	Undet. sp. A	Gagné & Law 1998
	ACARI or INSECTA	
	Undet. sp. A	Gagné & Law 1998
	HYMENOPTERA	
	Undet. sp. A	Sharma & Das 1994; Sharma *et al*. 2003
A. officinalis	CECIDOMYIIDAE	
(4 spp.)	*Actilasioptera falcaria*	Raw & Murphy 1990
	Undet. sp. A	Raw & Murphy 1990
	Undet. sp. B	Raw & Murphy 1990
	ERYOPHYIDAE	
	Eriophyes sp.	Raw & Murphy 1990
A. schaueriana	Undet. sp. A	Maia *et al*. 2008
(3 spp.)	*Meunierilla aviceniae*	Menezes & Peixoto 2009
	Undet. sp. B	Present study

Table 1. Gall-inducing arthropods on species of *Avicennia*

Regarding *A. schaueriana*, at least three species of Cecidomyiidae are involved in leaf gall-inducing in this species, two in southeastern Brazil, *Meunieriella avicennae* (= *Cecidomyia avicennae*) and an undetermined (Maia *et al*., 2008; Menezes & Peixoto, 2009), and another in the northern region (present study).

Gagné & Law (1998) described from Queensland, Australia, five gall-inducing insects of the family Cecidomyiidae in *A. marina*, all of which belong to a new genus, *Actiolasioptera* (*A. coronata* Gagné, 1998; *A. pustulata* Gagné, 1998; *A. subfolium* Gagné, 1998; *A. tuberculata* Gagné, 1998; *A. tumidifolium* Gagné, 1998). In addition to these midge species, a eriophyid mite (Acari), a coccid (Homoptera), and an unknown arthropod gall were identified in *A. marina* in Australia. In addition, Sharma & Das (1984) and Sharma *et al*. (2003) recorded six undetermined species of Cecidomyiidae (leaf gall) and an unidentified species of Hymenoptera (stem gall) for *A. marina*, from the coastal region of Andaman and Vikhroli, Marahashtra, India. Kathiresan (2003) also recorded *Stephaniella falcaria* (=*Actilasioptera falcaria*) in the mangrove forests of Pichavaram, southeastern coast of India. Burrows (2003), investigating herbivory in mangroves near Townsville, Queensland, Australia, recorded at least ten gall morphotypes to this mangrove species, without identifying, however, the gall-inducing agents.

3. Gall morphotypes in *Avicennia*

The vast majority of gall-inducing arthropods is restricted to a single host plant species, thus corroborating the idea that the gall morphotype can be used as reliable substitutes of gall-inducing species. In addition, polymorphism of galls, which could lead to the occurrence of failures in the identification of galls, appears to be a rather rare phenomenon (Carneiro *et al.* 2009).

Numerous surveys have been conducted in different regions of Brazil in an attempt to identify the diversity of gall-inducing agents in different ecosystems (Fernandes & Price 1988; Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001; Fernandes & Negreiros 2006; Araújo *et al.* 2007; Maia *et al.* 2008; Carneiro *et al.* 2009). Given that some species of the genus *Avicennia* support many gall-inducing arthropods throughout their geographic distribution, it is expected a greater diversity of gall-inducing arthropods and a wide variety of gall morphotypes growing on their organs (Table 2).

4. New records of gall morphotypes in *Avicennia* of the north coast Brazil

Given the wide distribution of the genus *Avicennia* around the world, it is clear that the interaction between galls and *Avicennia* species is an import gap in our understanding of the role of these trees in the mangrove system. At this topic, in addition to the literature review, new records of gall morphotypes found in *Avicennia* on the Ajuruteua Peninsula (00º57,9'S-46º44,2'W), on Brazil's Amazon coast (Fig. 1) will be also presented. Data collection was carried out in October/2010 and leaves from 20 individuals of *A. germinans* were collected simultaneously.

A total of 11,448 leaves were counted on the 20 specimens of *A. germinans.* Of this total, only 17% (n=1,970) had galls, which were classified in 14 distinct morphotypes, based on their coloration and morphological features (Fig. 2 and Table 3).

Among 4,787 morphotyped galls, conical ones were the most common (n=1,101 – 23%), while disc galls were the rarest (n=9 – 0.2%). The number of galls per leaf varied from one to 41, with an average of 4.7±1.5 galls. Table 3 also indicates that an additional 2,313 galls – almost a third of the total of 7,100 recorded in the study – were not identified, due to be either damaged (DAM) or in an initial stage of development (ISD). The total number of galls in the individuals of *A. germinans* sampled at the Furo

do Taici must be higher, although stem galls have been observed in different branches, they were not counted in the present study.

Plant host	**Organ**	**Form**	**Geographic location**	**Reference**
A. germinans or *A. schaueriana*	Leaf	Round and smooth on the upper surface and warty on the lower surface, a craterlike exit hole eventually develops	Cuba	Cook 1909; Tavares 1918; Houard, 1924
A. germinans	Leaf	No description	Belize	Farnsworth & Ellison 1991
A. germinans	Leaf	No description	Costa Rica	Jiménez 2004
A. germinans	Leaf	No description	Costa Rica	Jiménez 2004
A. germinans	Leaf	No description	Costa Rica	Jiménez 2004
A. officinalis	Leaf	Gregarious small gall	Thailand	Rau & Murphy 1990
A. officinalis	Leaf	No description	India	Katherisan 2003
A. officinalis	Leaf	Small globular gall	Thailand	Rau & Murphy 1990
A. officinalis	Leaf, Petiole and/or shoot	Large globular gall	Thailand	Rau & Murphy 1990
A. officinalis	Leaf (abaxial surface of midvein)	Keel-like gall	Thailand	Rau & Murphy 1990
A. officinalis	Leaf	Large flattened gall	Thailand	Rau & Murphy 1990
A. officinalis	Leaf	Small, widely scattered pouch gall	Thailand	Rau & Murphy 1990
A. officinalis	Leaf	The gall is a 1 cm diameter swelling situated on or very near leaf midvein, is unevenly round and apparent both leaf surfaces	Java	Gagné & Law 1998
A. germinans	Leaf	Round and smooth on the upper surface and warty on the lower surface, a craterlike exit hole eventually develops	Belize and USA	Gagné 1994
A. germinans	Leaf	Round and smooth on the upper surface and warty on the lower surface, a craterlike exit hole eventually develops	Guadeloupe and Saint Martin	Gagné & Etienne 1996

Table 2. Gall morphotypes of *Avicennia*

Plant host	**Organ**	**Form**	**Geographic location**	**Reference**
A. germinans	Leaf	Spheroid on the abaxial and adaxial surfaces	Brazil	Gonçalves-Alvim *et al*. 2001
A. marina	Leaf	No description	India	Katherisan 2003
A. marina	Leaf	Small, unevenly hemispheroid and warty on the upper surface, craterlike on the lower surface	Australia	Gagné & Law 1998
A. marina	Leaf	Circular and flat on the upper surface, nearly evenly hemispherical on the lower surface	Australia	Gagné & Law 1998
A. marina	Leaf	Large, mostly soft, simple leaf swelling, apparent on only the lower surface	Australia	Gagné & Law 1998
A. marina	Leaf	Circular basally, with one or more elongate, conical projections arising from it on the upper surface	Australia	Gagné & Law 1998
A. marina	Leaf	Large, simple, convex leaf swelling, apparent on both leaf surfaces	Australia	Gagné & Law 1998; Burrows 2003
A. marina	Leaf	No description	Australia	Gagné & Law 1998
A. marina	Leaf	No description	Australia	Gagné & Law 1998
A. marina	Leaf	No description	Australia	Gagné & Law 1998
A. marina	Leaf	Edge gall	Australia	Burrows 2003
A. marina	Leaf	Tower/Spike gall	Australia	Burrows 2003
A. marina	Leaf	Cabbage gall	Australia	Burrows 2003
A. marina	Leaf	Yellow lamp gall	Australia	Burrows 2003
A. marina	Leaf	Marble gall	Australia	Burrows 2003
A. marina	Leaf	Midvein gall	Australia	Burrows 2003
A. marina	Leaf	Acne gall	Australia	Burrows 2003
A. marina	Leaf	Raised-pit gall	Australia	Burrows 2003
A. marina	Leaf	Pimple gall	Australia	Burrows 2003
A. marina	Stem	Stem gall	Australia	Burrows 2003
A. schaueriana	Leaf	Unilocular globoid gall	Brazil	Maia *et al*. 2008;
A. schaueriana	Leaf	No description	Brazil	Menezes & Peixoto 2009
A. schaueriana	Leaf	No description	Brazil	Present study

Table 2. Cont

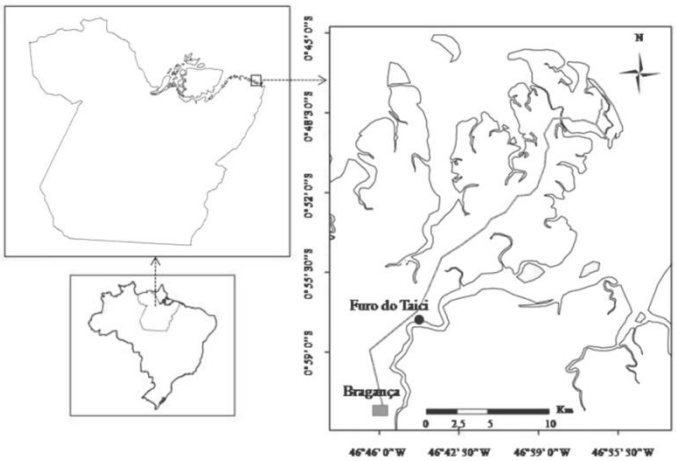

Fig. 1. Location of the study area (Furo do Taici) on the Ajuruteua Península, Bragança, Pará.

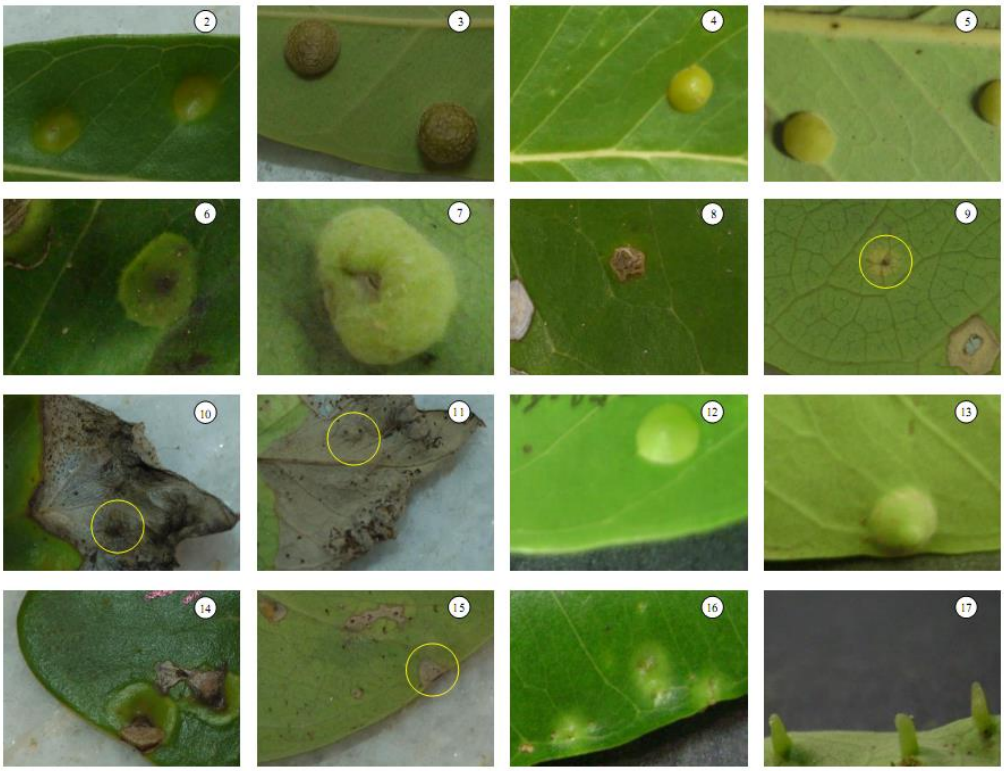

Fig. 2. Gall morphotypes observed on the leaves of *A. germinans*: GAB: Globular - 2) adaxial surface, 3) abaxial surface; GBD: Globular - 4) adaxial surface, 5) abaxial surface; GCC: Globular with a central concavity - 6) adaxial surface, 7) abaxial surface; GAD: Globular - 8) adaxial surface, 9) abaxial surface; GLO: Globoid - 10) adaxial surface, 11) abaxial surface; GTA: Globular with a tapering free portion - 12) adaxial surface, 13) abaxial surface; FLA: Flattened - 14) adaxial surface, 15) abaxial surface; CYL: Cylindrical - 16) adaxial surface, 17) abaxial surface.

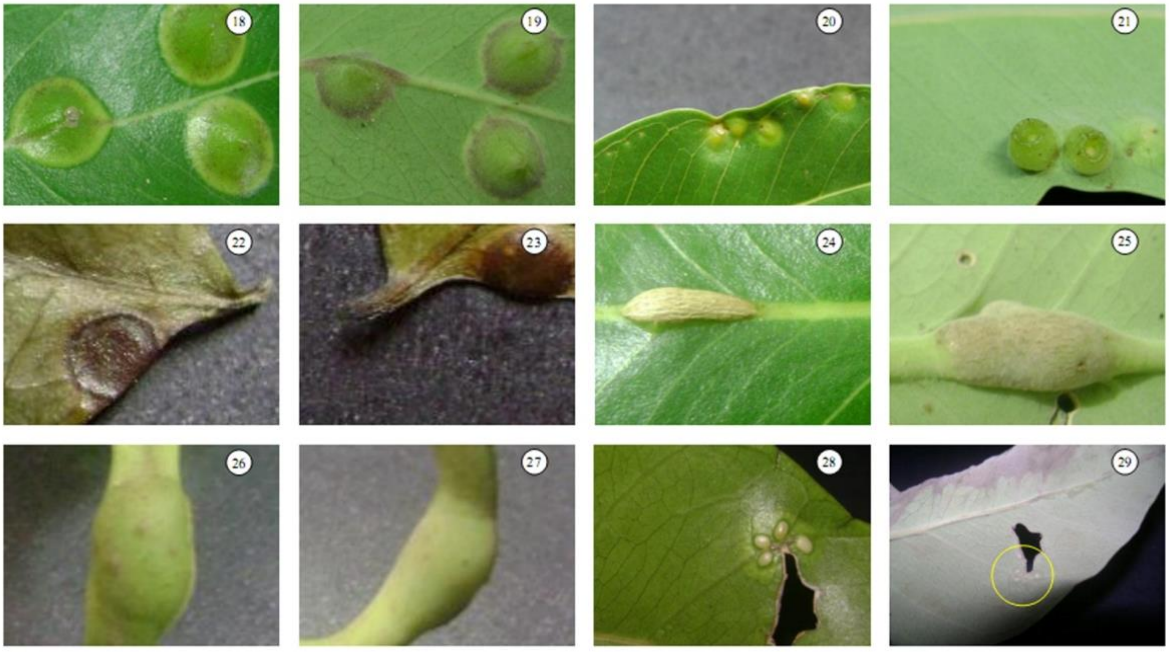

Fig. 3. Gall morphotypes observed on the leaves of *A. germinans*: CON: Conical - 18) adaxial surface, 19) abaxial surface; VLC: Volcanic crater - 20) adaxial surface, 21) abaxial surface; DIS: Discoid - 22) adaxial surface, 23) abaxial surface; MDR: Midrib - 24) adaxial surface, 25) abaxial surface; PET: Petiolar - 26: adaxial surface, 27) abaxial surface; AOV: Aggregated Ovoid Gall - 28) adaxial surface, 29) abaxial surface.

Six of the 14 morphotypes identified during the study were globular in shape (to varying degrees): i) globular gall on the abaxial surface of the leaf – monolocular, with opening on the adaxial surface (GAB); ii) globular gall on the abaxial and adaxial surfaces – globular on both surfaces, with opening on the adaxial surface (GBD); iii) globular gall with central concavity – monolocular, with opening on the adaxial surface (GCC); iv) globular gall on the adaxial surface of the leaf – monolocular (GAD); v) globoid gall – monolocular, normally very close to one another and more globular on the adaxial surface (GLO); vi) globular gall – monolocular, globular base on the abaxial surface with a tapering free portion (GTA); vii) flattened gall with a slit-like opening – monolocular, globoid on the adaxial surface, with opening on the adaxial surface

(FLA); viii) cylindrical gall – globoid on the adaxial surface, with opening at the base of the cylindrical portion, on the abaxial surface (CYL); ix) conical gall – monolocular gall with a conical shape on both surfaces of the leaf and opening on the adaxial surface, coloration changes from greenish to purplish during senescence (CON); x) volcanic crater gall – globoid on the adaxial surface, opening in the tubular portion on the abaxial surface, often grouped (VLC); xi) discoid gall – monolocular, globoid only on the adaxial surface (DIS); xii) gall on the midrib of the leaf – appears as a thickening of the midrib, often individually but also in closely-spaced agglomerations, opening on the adaxial surface (MDR); xiii) petiolar gall – appears as a thickening of the petiole (PET); xiv) aggregated ovoid gall – distributed very close together in circular, flower-shaped groups (AOV) (Table 4).

Finally, a subsample of the fourteen morphotyped galls were separated and placed in plastic pots to await the emergence of gall-inducing arthropods. Of the gall-inducing insects isolated from the leaves of *A. germinans*, seven morphotypes were identified as belonging to the family Cecidomyiidae (Table 3).

	Morphotype	Number of galls	Mean galls per plant (±SD; n=20)	%
Identified	CON	1,101	55.1±42.8	15.5
	AOV	922	46.1±43.9	13.0
	GAB	685	34.3±32.4	9.6
	GCC	591	29.6±28.5	8.3
	MDR	398	19.9±17.2	5.6
	GLO	397	19.9±34.3	5.6
	PET	237	11.9±29.7	3.3
	GBD	146	7.3±9.9	2.1
	CYL	141	7.1±16.8	2.0
	VLC	55	2.8±4.3	0.8
	GAD	54	2.7±4.9	0.8
	GTA	36	1.8±2.5	0.5
	FLA	15	0.8±2.0	0.2
	DIS	9	0.5±0.6	0.1
Subtotal		4,787		
Unidentifie	ISD	1,837	91.9±71.9	25.8
	DAM	476	23.8±23.5	6.7
Subtotal		2,313		
Total		7,100	355.4±244.6	100

Table 3. Number (total, mean ± standard deviation) and relative frequency (%) of galls by morphotype found on 1,970 leaves of *Avicennia germinans* (L.) Stearn (Acanthaceae), in the Furo do Taici of the Ajuruteua Peninsula in Bragança, in the Brazilian state of Pará. IDENTIFIED: CON = Conical gall; AOV = Aggregated Ovoid gall; GAB = Globular gall – Abaxial surface; GCC = Globular gall with a Central Concavity; MDR = Midrib gall; GLO = Globoid gall; PET = Petiolar gall; GBD = Globular gall – Abaxial and Adaxial surfaces; CYL = Cylindrical gall; VLC = Volcanic Crater gall; GAD = Globular gall – Adaxial surface; GTA = Globular gall with a tapering free portion; FLA = Flattened gall; DIS = Discoid gall. UNIDENTIFIED: ISD = Initial stage of development; DAM = Damaged; SD = Standard Deviation.

Morphotype	shape	Organ/Location	Color	Pusbescence	Chamber	Ocurrence
CON	Conical	Leaf	Green/Purple	Glabrous	One	Isolated
AOV	Aggregated ovoid	Leaf	Green	Glabrous	One	Coalescent
GAB	Globular concavity	Leaf	Green	Glabrous	One	Isolated
GCC	Globular with central concavity	Leaf	Green	Glabrous	One	Isolated
MDR	Midrib	Leaf	Green	Glabrous	Several	Isolated
GLO	Globoid	Leaf	Green	Glabrous	One	Coalescent
PET	Petiolar	Leaf/Petiole	Green	Glabrous	Several	Isolated
GBD	Globular	Leaf	Green	Glabrous	One	Isolated
CYL	Cylindrical	Leaf	Green	Glabrous	One	Isolated
VLC	Volcanic crater	Leaf	Green	Glabrous	One	Isolated/ Coalescent
GAD	Globular woody	Leaf	Green	Glabrous	One	Isolated
GTA	Globular with tapering free portion	Leaf	Green	Glabrous	One	Isolated
FLA	Flattened	Leaf	Green	Glabrous	One	Isolated
DIS	Discoid	Leaf	Green	Glabrous	One	Isolated

Table 4 Description of the gall morphotypes identified on the leaves of Avicennia germinans (L.) Stearn (Acanthaceae), in the Furo do Taici of the Ajuruteua Peninsula in Bragança, in the Brazilian state of Pará. CON = Conical gall; AOV = Aggregated Ovoid gall; GAB = Globular gall – Abaxial surface; GCC = Globular gall with a Central Concavity; MDR = Midrib gall; GLO = Globoid gall; PET = Petiolar gall; GBD = Globular gall – Abaxial and Adaxial surfaces; CYL: Cylindrical gall; VLC = Volcanic Crater gall; GAD = Globular gall – Adaxial surface; GTA = Globular gall with a tapering free portion; FLA = Flattened gall; DIS = Discoid gall;

5. Conclusions

The genus *Avicennia* presents a pioneer group of species which is highly tolerant of salinity (Hogarth 1999), and has leaves with high levels of total nitrogen (Medina *et al.* 2001), low levels of secondary compounds (Roth 1992), and high leaf productivity with less energy investment (Cannicci *et al.* 2008). In addition to the wide distribution of this genus, where *Avicennia* species occur they are often abundant and the dominant species. These characteristics, together with the reduced plant diversity of the mangrove ecosystem on a regional scale (Menezes *et al.* 2008), are probably among the key factors to determine the preference of endophytic herbivores for this species.

However, Blanche (2000) notes that the available studies have reported different effects of plant species richness on the diversity of gall-inducing insects, and according to Veldtman & McGeoch (2003), in some areas taxonomic composition of the vegetation appears to be more important than species richness.

At present, of the ten currently recognized species of *Avicennia*, four have already been registered with galls: *A. germinans, A. marina, A. officinalis,* and *A. schaueriana*. In total, 44 gall morphotypes have already been recorded for species of *Avicennia* (Table 2), and therefore it must be considered as a "superhost" genus. The terminology "superhost" for a botanical genus has been previously proposed by Mendonça (2007).

Avicennia germinans and *A. marina* are, by far, the mangrove species with the greatest known variety of gall-inducing arthropods, with 22 and 19 galls, respectively, which doubtless characterizes both species as "superhost" plants. In the case of *A. germinans*, the categories DAM and ISD, together with the stem galls, suggest that this particular species may have an even larger number of gall morphotypes. In addition, *A. officinalis* and *A. schaueriana*, may also be considered potential "superhost" plants, since available records showed four and three species of gall-inducing arthropods

associated with both species, respectively (Table 1 and 2). The species of *Avicennia* are similar with respect to their chemical, morphological, anatomical and ecological traits, which favor its infestation by several species of galling arthropods in different geographic regions (Tomlinson, 1986; Burrows, 2003). This fact becomes even more pronounced in areas that have low mangrove plant diversity and where other plant species have characteristics that prevent colonization by arthropods (*e.g.* sclerophyllous leaves and high amounts of secondary compounds), as in the genus *Rhizophora*.

Thus, it is important to bear in mind that *Avicennia* species appears to have a similar role in the trophic chain of the endophytic herbivores of the mangrove forest. Of the ten species of the genus *Avicennia*, only four have been recorded on the literature. Thus, it is likely that with the increasing progress the work on the interaction of arthropods with this botanical genus, it also increases the number of records of the endophytic herbivores.

The effect of arthropod herbivore activities may negative and positively impact both the mangrove trees and the ecosystem. Cannicci *et al*. (2008) pointed out that herbivory is usually considered to be a negative impact, due to the fact that they are more apparent and readily measured than positive ones. Regarding the fact that many gall-inducing organisms are associated with the genus *Avicennia*, it may be a considerable positive contribution to the overall diversity of herbivores in mangroves. Likewise, the premature abscission of a large quantity of leaf material (Burrows 2003) and the conversion of leaves into frass by caterpillars (Fernandes *et al*. 2009) may cause positive impacts on either individual or ecosystem, respectively, by providing high leaf yield for the trees and rich nutrient supply for the mangrove *per se*.

6. Ackowledgements

We thank Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Pará (FAPESPA) (Edital Nº 004/2007) and Instituto Internacional de Estudos Brasileiros (IIEB) – Programa BECA (Scholarship – B/2007/02/BDP/05), for the financial support to RCOS.

7. References

Araújo, W. S., Gomes-Klein, V. L. & Santos, B. B. (2007). Galhas entomógenas associadas à vegetação do parque estadual da serra dos pireneus, Pirenópolis, Goiás, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências,* 5: 45-47.

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.

Burrows, D. W. (2003). *The role of insect leaf herbivory on the mangroves Avicennia marina and Rhizophora stylosa*. Ph.D. thesis, James Cook University, 238 p.

Cannicci, S.; Burrows, D; Fratini, S; Smith III, T. J.; Offenberg, J. & Dahdouh-Guebas, F. (2008). Faunal impact on vegetation structure and ecosystem function in mangrove forests: A review. *Aquatic Botany,* 89: 186–200.

Carneiro, M. A. A.; Fernandes, G. W. & De Souza, O. F. F. (2005). Convergence in the Variation of Local and Regional Galling Species Richness. *Neotropical Entomology,* 34:547–553.

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

Cook, M. T. (1909). Some insects gall of Cuba. *Estación Central Agronomica de Cuba*, 2: 143–146.

Cuevas-Reyes, P.; Siebe, C.; Martinez-Ramos, M. & 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.

Dreger-Jauffret, F. & Shorthouse, J. D. (1992). Diversity of gall-inducing insects and their galls, p. 8-33. *In*: J. D. Shorthouse & O. Rohfritsch (Eds.). *Biology of insect-induced galls*, New York, Oxford University Press, xi+285 p.

Espírito-Santo, M. M.; Neves, F. S.; Andrade-Neto, F. R. & Fernandes G. W. (2007). Plant architecture and meristem dynamics as the mechanisms determining the diversity of gall-inducing insects. *Oecologia*, 153: 353–364.

Farnsworth, E. J. & Ellison, A. M. (1991). Patterns of herbivory in Belizean mangrove swamps. *Biotropica*, 23: 555–567.

Felt, E.E. 1921. Javanese gall midges. *Treubia*, 1: 139-151.

Fernandes, G. W. & Price, P. W. (1988). Biogeographical gradients in galling species richness: test of hypotheses. *Oecologia* (Berl.), 76: 161–167.

Fernandes, G. W. & Negreiros, D. (2006). A comunidade de insetos galhadores da RPPN fazenda bulcão, Aimorés, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana*, 7:111-120.

Fernandes, M. E. B.; Nascimento, A. A. M. & Carvalho, M. L. (2009). Effects of herbivory by *Hyblaea puera* (Hyblaeidea: Lepidoptera) on litter production in the mangrove on coast of Brazilian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 25: 337–339.

Flechtmann, C.H.W., Santos-Mendonça, I.V. & Almeida-cortez, J.S. (2007). A new species of *Brachendus* (Acari, Eriophyidae) associated with the white mangrove, *Laguncularia racemosa* (Combretaceae), in Brazil. *International Journal Acarology* 33:195-198.

Gagné, R. J. (1994). *The gall midges of neotropical region*. Ithaca, Comstock, xiv+352 p.

Gagné, R. J. & Etienne, J. (1996). *Meunieriella avicenniae* (Cook) (Diptera: Cecidomyiidae) the leaf gall marker of black mangrove in the American tropics. *Proceedings Entomological Society of Washington*, 98: 527–532.

Gagné, R. J. & Law L. J. (1998). *Actilasioptera* (Diptera: Cecidomyiidae), a new genus for Australiasian and Asian gall midges of grey mangroves, *Avicennia* spp. (Avicenniaceae), p. 22–35 *In*: Csoka, G., Mattson, W.J., Stone, G.N. and Price, P.W (eds.). *The Biology of Gall-Inducing Arthropods*. Minnesota, U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Research Station. 329 p.

Gagné, R. J. & Waring, G. L. (1990). The *Asphondylia* (Cecidomyiidae: Diptera) of creosote bush (*Larrea tridentata*) in North America. *Proceedings Entomological Society Washington*, 92: 649–671.

Gonçalves-Alvim, S. J. & Fernandes, G. W. (2001). Comunidades de insetos galhadores (Insecta) em diferentes fisionomias do cerrado em Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18 (supl. 1): 289-305.

Gonçalves-Alvim, S. J.; Santos, M. C. F. V. & Fernandes, G. W. (2001). Leaf gall abundance on *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) along interstitial salinity gradient. *Biotropica*, 33: 69–77.

Hogarth, P. J. (1999). *The biology of mangroves*. New York, Oxford University Press, 288 p.

Houard, C. (1924). Les collections cécidologiques du laboratoire d'entomologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris: galles de la Guyane Française. *Marcellia*, 21:97–128.

Jiménez, J. A. (2004). Mangrove forests under dry seasonal climates in Costa Rica. *In*: Frankie, G. W., Mata, A. & Vinson, S. B. (Eds.). *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonal dry Forest.* Berkely and Los Angeles, California. University of California Press. 343 p.

Kathiresan, K. (2003). Insect folivory in mangroves. *Indian Journal of Marine Sciences,* 32: 237-239.

Lara, A. C. F.; Fernandes, G. W. & Gonçalves-Alvim, S. J. (2002). Tests of hypotheses on patterns of gall distribution along an altitudinal gradient. *Tropical Zoology,* 15*:* 219–232.

Maia, V. C. (2001b). The gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) from three restingas of Rio de Janeiro State, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia,* 8*:* 583–630.

Maia, V. C.; Magenta, M. A. G. & Martins, S. E. (2008). Ocorrência e caracterização de galhas de insetos em áreas de restinga de Bertioga (São Paulo, Brasil). *Biota Neotropica,* 8: 167–197.

Medina, E.; Giarrizo, T.; Menezes, M.; Carvalho Lira, M.; Carvalho, E. A.; Peres, A.; Silva, B. A.; Vilhena, R.; Reise, A. & Braga, F. C. (2001). Mangal communities of the "Salgado Paraense": Ecological heterogeneity along the Bragança peninsula assessed through soil and leaf analyses. *Amazoniana,* 16: 397–416.

Mendonça Jr., M. S. (2007). Plant diversity and galling arthropod diversity searching for taxonomic patterns in an animal-plant interaction in the Neotropics. Bol. Soc. Argent. Bot. 42: 3-4.

Menezes, M. P. M.; Berger, U. & Mehlig, U. (2008). Mangrove vegetation in Amazonia: a review of studies from the coast of Pará and Maranhão States, north Brazil. *Acta Amazonica,* 38: 403–420.

Menezes, L. F. T. & Peixoto, A. L.. (2009). Leaf damage in a mangrove swamp at Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira Botânica,* 32: 715–724.

Monteiro, R. F.; Oda, R. A.; Constantino, P. A. L. & Narahara, K. L.. (2004). Galhas: diversidade, especificidade e distribuição, p. 127–141. *In*: Rocha, C. F. D.; Esteves, F. A. & Scarano, F. R. (Orgs.). *Pesquisas de longa Duração na Restinga de Jurubatiba: Ecologia, História Natural e Conservação,* v.1.**,** p. 127-141. São Carlos, RiMa Editora, vii+376 p.

Oliveira, D. C.; Drummond, M. M.; Moreira, A. S. F. P.; Soares, G. L. G.& Isaias, R. M. S. (2008). Potencialidades morfogênicas de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae): super-hospedeira de herbívoros galhadores. *Revista Biologia Neotropical,* 5: 31–39.

Oliveira, J. C. & Maia, V. C. (2005). Ocorrência e caracterização de galhas de insetos na restinga de Grumari (Rio de Janeiro, RJ, Brasil). *Arquivos do Museu Nacional,* 63: 669–675.

Raman, A. (2007). Insect-induced plant galls of India: unresolved questions. *Current Science,* 92: 748–757.

Raman, A.; Schaefer, C. W. & Withers, T. M. (2005). *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods,* Vol. 1 and 2. New Hampshire, Science Publishers Inc., xxi+817 p.

Rau, M. T. & Murphy, D. H. (1990). Herbivore attack on mangrove plants at Ranong. *Mangrove Ecosystems Occasional Papers,* No. 7: 25–36.

Rohfritsch, O. & Shorthouse, J. D. (1982). Insect galls, p. 131–152. *In:* G. Kahl & J. S. Chell (eds.). *Molecular biology of plant tumors,* New York, Academic Press, xxiv+615 p.

Roth, I. 1992. Leaf structure: coastal vegetation and mangroves of Venezuela. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 172 p.

Sharma, R. M. & Das, A. K. (1984). Further contribution to the knowledge of Zoocecidia of mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vier. *Records of the Zoological Survey of India*, 81: 123–126.

Sharma, R. M., Joshi, P. V. & Shindikar, M. (2003). First report on plant galls (zoocecidia) from mangrove swamps of Vikhroli, Maharashtra. *Zoos' Print Journal,* 18: 1217–1219.

Stone, G. N.; Schönrogge, K.; Atkinson, R. J.; Bellido, D. & Pujade-Villar, J. (2002). The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, 47: 633–668.

Tavares, J. S. (1918). Cecidologia brazileira. Cecidias que se criam nas plantas das famílias das Verbenaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae, Anacardiaceae, Labiatae, Rosaceae, Anonaceae, Ampelidaceae, Bignoniaceae, Aristolochiaceae e Solanaceae. *Broteria: Série Zoológica*, 16: 21–68.

Tomlinson, P. B. (1986). *The botany of mangroves*. Cambridge, Cambridge University Press, 413p.

Veldtman, R. & 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. Australian Ecology 28: 1-13.

Waring, G. L. & Price, P. W. (1989). Parasitoid pressure and the radiation of a gall-forming group (Cecidomyiidae: *Asphondylia* spp.) on creosote bush (*Larrea tridentata*). *Oecologia*, 79: 293–299.

WORMS. (2010). World Mangroves database. *In*: Dahdouh-Guebas F. (Ed.) (2010). Accessed through: World Register of Marine Species 40P40p://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=235131 on 2011-02-11.

CAPÍTULO 3

INCIDÊNCIA DE INSETOS EXÓFAGOS E ENDÓFAGOS EM ESPÉCIES ARBÓREAS DE MANGUE NA PENÍNSULA DE AJURUTEUA, BRAGANÇA, PARÁ

Rita de Cassia oliveira dos Santos[1], Marcus Emanuel Barroncas Fernandes[1], Marlucia Bonifácio Martins[2]

[1]Faculdade de Ciências Biológicas, Instituto de Estudos Costeiros, Universidade Federal do Pará, Campus de Bragança, 68600-000, Bragança-PA, Brazil. rcos@ufpa.br; mebf@ufpa.br

[2]Coordenação de Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi, 66077-830, Belém-PA, Brazil. marlucia@museu-goeldi.br

RESUMO

O presente estudo enfoca a incidência de folívoros mastigadores e galhadores sobre as espécies arbóreas de mangue da península de Ajuruteua, Bragança-PA, ressaltando a principal planta hospedeira, tanto sob condições normais quanto sob estresse salino. Foram selecionados quatro sítios de trabalho: Furo do Taici, Km17, Bosque Anão e Furo do Café. A incidência de galhas sobre as três espécies de mangue foi observada apenas no furo do Taici. Nesses sítios foram delimitadas 15 parcelas de 20 m^2, para cada indivíduo por espécie vegetal foram coletadas 35 folhas galhadas. Nos quatro sítios de trabalho o método das parcelas também foi aplicado para acessar a área foliar utilizada pelos dois tipos de folívoros (exófagos e endófagos) somente para *A. germinans*. Um total de 1.575 folhas foi examinado e 2.221 galhas registradas para *A. germinans*, enquanto *R. mangle* apresentou uma galha e *L. racemosa* nenhuma. O maior valor de área foliar entre os sítios foi aquele verificado para o Km17 (38,36±15,20 cm^2),

esta área apresentou também o maior valor de pastejo (D=7,92±4,71 cm^2). A área foliar total (C) e área foliar pastejada (B) correlacionaram-se positiva e significativamente no Furo do Taici, Bosque Anão e Km 17. O Bosque Anão apresentou o maior valor de densidade de galhas (DE=0,53±0,83) e o menor valor de área foliar (C=15,73±06,10). A alta salinidade verificada nesta área implica em baixo desenvolvimento das plantas, diminuição da área foliar e aumento da esclerofilia, características estas que parecem favorecer a infestação por herbívoros galhadores. A diferença percentual dos danos causados por mastigadores e galhadores é em média 8,4%, não sendo grande (1/6 do total da área foliar) o impacto desses organismos sobre a produtividade vegetal.

PALAVRAS-CHAVE. Mastigadores, galhadores, densidade de galhas, salinidade, esclerofilia.

ABSTRACT

This study focuses on the incidence of galls on the mangrove tree species of the Ajuruteua Peninsula, Bragança-PA, highlighting the main host plant and gall-producing and leaf-eating herbivores, both under normal conditions and under salt stress. This work was conducted in four sites: Furo do Taici, Km17, Bosque Anão and Furo do Café. The investigation about incidence of galls on the mangrove tree species was conducted only to the Furo do Taici site. At this site 15 plots of 20 m^2 were delineated, and for each species samples of 35 gall containing leaves per individual (n = 15) were collected. In the four sites, the plot method was applied to access the leaf area used by the two types of leaf-eaters restricted to *A. germinans*. A total of 1,575 leaves were examined and 2,221 galls were recorded for *A. germinans*, whereas *R. mangle* had one recorded gall and *L. racemosa* none. The highest leaf area amongst the sites was at Km17 (38.36±15.20 cm^2); this area also showed the

highest level of grazing (D=7.92±4.71 cm^2). The total leaf area (C) and grazed leaf area (B) were positively and significantly related at Furo do Taici, Bosque Anão and Km 17. The Bosque Anão site showed the highest density of galls (DE = 0.53 ± 0.83) and lowest leaf area (C = 15.73 ± 06,10). The high salinity observed in this area reflects the low plant growth, decreased leaf area and increased sclerose, and these characteristics seem to favour galling herbivore infestation. The difference in percentage of the damage caused by chewing and galling is on average 8.4% (one 6th of total leaf area), not causing a large impact on plant productivity.

KEYWORDS. Chewing folivores, gall-inducing folivores, gall density, salinity, leaf sclerophilly.

Introdução

As florestas de mangue apresentam uma baixa diversidade de espécies de plantas quando comparadas às outras ecorregiões do mundo (Kier *et al*. 2005). As espécies arbóreas que formam a paisagem dos manguezais possuem características peculiares, sendo seus indivíduos halófitos (Hogarth 1999), com folhas apresentando altos teores de compostos secundários (Huffaker *et al*. 1984) e valor nutricional supostamente baixo (Robertson & Duke 1987). Devido ao somatório dessas características, acreditou-se que as florestas de mangue apresentavam níveis bem mais baixos de herbivoria, quando comparados aos outros sistemas florestais. A manutenção dessa idéia, através do tempo, residia no fato de que os estudos sobre a herbivoria nos manguezais eram restritos, em grande parte, à perda de área foliar ocasionada por herbívoros mastigadores, pouco se conhecendo sobre o montante de dano foliar ocasionado por outros tipos de herbivoria (Burrows 2003).

A revisão apresentada em Cannici *et al*. (2008) sobre herbivoria em manguezal mostra que na última década, a visão sobre a herbivoria no manguezal foi modificada, em função da realização do maior número de trabalhos, alguns destes de mais longa duração, com novas perspectivas para explicar os mecanismos causadores de danos foliares, como aqueles ocasionados por insetos fitófagos, brocadores e, principalmente, os endofíticos, como por exemplo, os insetos minadores e indutores de galha.

Nos manguezais brasileiros poucos trabalhos foram desenvolvidos sobre a interação inseto/planta (Lacerda *et al.* 1986, Menezes & Mehlig 2005, Fernandes *et al*. 2009, Menezes & Peixoto 2009). A maioria dos registros está relacionada com o gênero *Avicennia* L., sendo poucos para os gêneros *Rhizophora* L. e *Laguncularia* Gaertn. (Mendonça & Almeida-Cortez 2007). Adicionalmente, esses estudos enfocam a herbivoria por insetos exófagos (mastigadores), sendo a interação com os insetos endófagos (indutores de galha) registrada apenas por Gonçalves-Alvim *et al*. (2001). Embora ambos os tipos de herbivoria por insetos sejam bastante evidentes nos manguezais brasileiros, estudos comparativos envolvendo as três principais espécies de plantas hospedeiras (*A. germinans*, *L. racemosa* e *R. mangle*) e as duas formas de herbivoria (exofagia e endofagia) por insetos são relevantes para melhor entender o papel ecológico desse impacto biótico no manguezal.

Segundo Cannicci *et al*. (2008), para se estimar com mais precisão o dano por herbivoria nos manguezais é necessário acessar informações mais detalhadas sobre a perda foliar em escala temporal, a perda de material foliar intacto, o valor da redução da produção de folha, além da contribuição das outras formas de dano foliar. Tais informações são relevantes para se entender a função da herbivoria na dinâmica da produtividade primária desse ecossistema. Adicionalmente, Burrows (2003), estudando o papel dos insetos folívoros no manguezal, enfatizou que a herbivoria mais registrada

para os manguezais ao redor do mundo é aquela praticada por insetos mastigadores (exófagos). Portanto, a contribuição que as outras formas de herbivoria, como a dos folívoros endófagos, exercem sobre o dano foliar ainda precisa ser esclarecida.

Os herbívoros galhadores apresentam estreita associação com suas plantas hospedeiras, ou seja, as fases imaturas são sésseis e desenvolvem-se no mesófilo da folha. Tal interação é resultado, por exemplo, da influência de diferentes fatores bióticos (arquitetura da planta hospedeira - Araújo *et al*. (2006); esclerofilia da folha - Gonçalves-Alvim *et al*. (2001); defesas químicas - Gonçalves-Alvim *et al*. (2010); reação de hipersensibilidade, Fernandes & Negreiros (2001); inimigos naturais – Fernandes *et al.* 1999) e abióticos (gradientes latitudinal/altitudinal - Fernandes & Price (1988), Price *et al.* (1998), Lara *et al*. (2002), Carneiro *et al*. (2005); solo sob as plantas hospedeiras - Fernandes & Price (1991, 1992), Gonçalves-Alvim & Fernandes (2001), os quais afetam diretamente a distribuição da riqueza e abundância desses herbívoros.

Nos manguezais, especificamente, a salinidade parece atuar como um fator preponderante nessa interação entre o inseto indutor de galha e a planta hospedeira. De acordo com Tomlinson (1986), o sal em altas concentrações nos tecidos das plantas é aparentemente tóxico, mas as plantas de mangue conseguem excluir o excesso de sal, através de diferentes mecanismos reduzindo os efeitos danosos ao seu metabolismo. Contudo, algumas consequências podem advir do estabelecimento das plantas de mangue em regiões hipersalinas, como o nanismo.

Segundo Gonçalves-Alvim *et al*. (2001), a esclerofilia foliar presente em plantas de mangue, especificamente em *Avicennia germinans* (L.) Stearn está associada à salinidade, estas duas variáveis associadas conseguiram explicar parte da variação observada na taxa de ataque de galhadores.

Nesse cenário, o presente estudo tem como objetivo responder as seguintes perguntas: i) qual a espécie arbórea (planta hospedeira) com maior incidência de galhas no manguezal da península de Ajuruteua? ii) se nessa planta hospedeira, sob condições de estresse salino, há o aumento da incidência de galhas? e iii) qual a área foliar ocupada pelos folívoros endófagos (insetos indutores de galha) e qual a área pastejada pelos exófagos (insetos mastigadores) nessa planta hospedeira?

Material e métodos

Área de estudo

A área de estudo está localizada na porção nordeste do Estado do Pará, na planície costeira bragantina entre os rios Caeté e Taperaçu. A península de Ajuruteua é entrecortada por pequenos canais de drenagem que são margeados por florestas de mangue, os quais cobrem uma área de 170 km^2. Esses manguezais são cortados no sentido norte-sul por 36 km da rodovia estadual PA-458, que liga a cidade de Bragança à Vila dos Pescadores, em Ajuruteua.

O trabalho de campo foi realizado em quatro sítios ao longo da península (Figura 1):

i) Furo do Taici (00º58’05,27”S - 46º44’14,98”W) – a vegetação nesse sítio é dominada por *Avicennia germinans* (L.) Stearn (Acanthaceae), com a presença de *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn f. (Combretaceae). A média de salinidade anual é de aproximadamente 16,4 e é o furo com menor valor de salinidade ao longo da península, pois essa é uma das áreas com maior influência de água doce.

ii) Km17 (00º55’36,30”S - 46º42’12,90”W) – a espécie dominante nos bosques de mangue desta área é *R. mangle*, com árvores de até 15 m de altura. Esse sítio é banhado pelas águas do rio Taperaçu, cuja salinidade média anual é cerca de 40.

iii) Bosque Anão (00°53’45,6’’S - 46°36’52,1’’W) – esse sítio caracteriza-se pela dominância de *Avicennia germinans* (L.) Stearn com árvores de até 5 m de altura. É uma das áreas mais altas na península (2,4 m acima do nível do mar – Reise 2003), sendo pouco inundada durante o ciclo anual, apresentando valores muito altos de salinidade durante o período seco (> 70) em função da rápida evaporação das águas de percolação. Não existe um monitoramento de ciclo anual para a salinidade desta área, apenas registros em períodos de campanha de campo que combinaram com os períodos mais secos. No entanto, essa é a área mais salina da península, onde pode ser observado o estresse da vegetação através do nanismo dos seus indivíduos.

iv) Furo do Café (00º50’42,08”S - 46º38’51,81”W) – a paisagem desse sítio é formada por um bosque misto de *A. germinans* e *R. mangle*, sendo a salinidade média anual de 33,7.

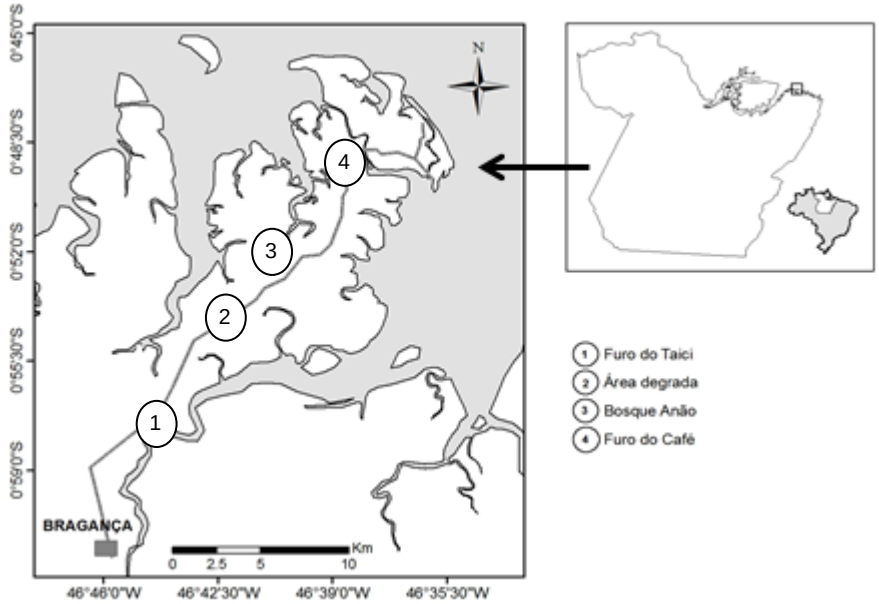

Figura 1. Localização da área de estudo e dos sítios de trabalho na Península de Ajuruteua, Bragança, Pará, Brasil.

Incidência de galhas nas três espécies de mangue

A avaliação da incidência de galhas em *A. germinans*, *R. mangle* e *L. racemosa* foi realizada no Furo do Taici (Figura 2). Essa área foi escolhida por apresentar bosques mistos com a presença das três espécies de mangue dominantes na península (*R. mangle*, *A. germinans* e *L. racemosa*). Nesse sítio de trabalho foram delimitadas 15 parcelas de 20 m^2, utilizando-se o método descrito por Schaeffer-Novelli & Cintrón (1986). Dentro de cada parcela todos os espécimes foram identificados e apenas os indivíduos com mais de 10 cm de Diâmetro à Altura do Peito (DAP) foram mensurados. Quinze indivíduos foram sorteados por espécie para coleta das folhas. A partir desses indivíduos foram coletadas folhas que apresentavam sinais de herbivoria por exófagos e endófagos, sendo retiradas aleatoriamente 35 folhas da copa com auxílio de podão a partir de diferentes posições da árvore. Dentro de cada parcela todas as árvores foram identificadas em nível específico. A quantidade de indivíduos sorteados (n=15) foi

baseada no menor número de indivíduos encontrados por espécie presente no conjunto das parcelas, equilibrando, dessa forma, a amostragem por espécie botânica. Considerando o fato de que *R. mangle* apresentou apenas o registro de uma galha e *L. racem*osa nenhum registro, apenas folhas da espécie *A. germinans* foram coletadas e levadas ao laboratório para contagem do número de galhas por folha dos indivíduos sorteados.

Figura 2. Furo do Taici, Península de Ajuruteua, Bragança, Pará, Brasil.

Área foliar ocupada por folívoros endófagos e exófagos

Para estimar o dano foliar causado pelos folívoros endófagos e exófagos foram amostradas plantas de mangue em quatro sítios de trabalho ao longo da península de Ajuruteua: Furo do Taici, Km17, Bosque Anão e Furo do Café. Para essa análise, o mesmo método das parcelas foi aplicado para acessar a área foliar ocupada pelos dois tipos de folívoros, agora apenas para a espécie de mangue *A. germinans*. Em cada sítio foram delimitadas cinco parcelas de 10 m^2, onde foram coletadas 35 folhas de cada indivíduo sorteado (n=13) do conjunto de todas as parcelas. Desses indivíduos foram

coletadas somente folhas que apresentassem sinais de herbivoria por insetos mastigadores, sendo a presença de galhas computada posteriormente em laboratório.

Após as coletas, as folhas foram limpas e fotocopiadas em papel milimetrado, obtendo-se uma superposição da área foliar sobre o papel milimetrado, ajustando-se a intensidade de coloração da fotocopiadora para que as marcas das quadrículas ficassem visíveis (Fig. 3). Com a foto da folha impressa no papel milimetrado, a área danificada da folha foi reconstituída com linhas tracejadas. Após este processo, cada quadrícula de 1 mm² dentro da área da folha reconstituída foi contada manualmente (Burrows, 2003), obtendo-se o valor: i) da área pastejada (B), ii) da área remanescente (R) e iii) a área foliar total (C) (= B + R). Os pontos de incidência de galhas são ressaltados no processo de fotocópia, via contraste, o que permite a contagem e a mensuração da área ocupada pela galha.

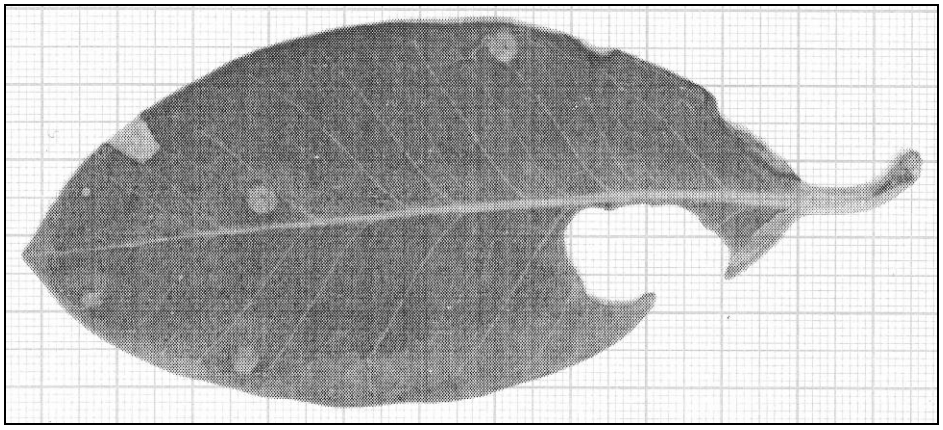

Figura 3. Folha com galhas de *Avicennia germinans* fotocopiada em papel milimetrado.

O registro impresso das galhas nas folhas fotocopiadas apresentou forma mais circular. Assim, a fórmula da circunferência foi utilizada para estimar a área ocupada pelas galhas na folha, ou seja, circunferência=2π.r; onde r=raio da circunferência.

A partir das folhas danificadas foi efetuado o cálculo da porcentagem de pastejo com base na seguinte fórmula:

$$D = \frac{B.100}{C}$$

Onde:

D = % área pastejada

B = área pastejada

C = área foliar total (área pastejada + área remanescente; em cm^2)

No presente trabalho, "pastejo" foi expresso como o percentual da área foliar original afetada por dano exógeno (mastigadores) e dano endógeno (insetos indutores de galha), dessa forma, possibilitando a comparação direta com outros estudos que também utilizaram métodos de curto prazo (discretos) de avaliação.

Análise de dados

Todas as variáveis utilizadas nas análises estatísticas foram previamente testadas quanto à normalidade pelo teste de Lilliefors e homogeneidade das variâncias ($\alpha = 0,05$) pelo teste de Bartlett. Os sítios foram comparados utilizando-se as seguintes variáveis: C=área foliar total; R= área foliar remanescente; B=área pastejada (mastigadores); AG=área ocupada pela galha; G=número de galhas; DE= densidade (número de galhas por área foliar total ou G/C); DE-1= densidade-1 (número de galhas por área foliar remanescente ou G/R). A maioria das variáveis não apresentou distribuição normal, sendo os vários formatos de transformação utilizados sem sucesso. Assim, os sítios foram comparados através da análise de variância não-paramétrica, o teste de Kruskal-Wallis. Quando a estatística *H* apresentou P-valor significativo, as médias dos postos

foram comparadas com o método de Dunn, retificando o *nível de alfa* (α) de acordo com o número das amostras utilizadas (*nível alfa*/(*k*(k-1)), sendo *k* o número de amostras).

Para verificar a relação entre a área foliar total (C) e o dano registrado por insetos exófagos (mastigadores) e insetos endófagos (galhadores), foram utilizados os valores da área pastejada (B) e os valores da área galhada (AG), além dos valores de densidade (DE). Após a transformação dos dados pelo arcoseno [ASEN(RAIZ(x))*(180/π)] foi utilizada a regressão linear simples, sendo a variável independente C e as variáveis dependentes B, AG e DE. Todas as análises aqui descritas foram realizadas no programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al*. 2007).

Resultados

Incidência de galhas nas três espécies de mangue

Uma área de 6000 m^2 no Furo do Taici foi utilizada para a amostragem da incidência de galhas nas três espécies arbóreas de mangue. Um total de 1.575 folhas foi examinado, sendo 525 para cada uma das espécies de mangue registradas nessa área. *A. germinans* apresentou 2.221 galhas, com incidência de 1,4 galhas por folha. Para as outras espécies de mangue quase não houve registro, sendo uma galha em *R. mangle* e nenhuma para *L. racemosa*, dessa forma não havendo N amostral suficiente para análises comparativas.

Área foliar ocupada por folívoros exófagos e endófagos

Para acessar a área foliar consumida pelos dois tipos de folívoros foi coletado um total de 455 folhas de *A. germinans* e contabilizadas 2.263 galhas.

A Tabela 1 apresenta os valores médios referentes às taxas de herbivoria de insetos folívoros exófagos e endófagos na península de Ajuruteua. O maior valor médio para a área foliar (C) entre os quatro sítios foi registrado no Km17 (38,36±15,20 cm^2), e esta foi a área que apresentou a maior área pastejada (exófagos) (B=7,92±4,71 cm^2). Quando o valor da área ocupada pelas galhas (endófagos) foi estimado com relação à área foliar total (C), o valor mais alto foi registrado para o Furo do Café (AG=1,84±1,69 cm^2). O valor médio de densidade de galhas do Bosque Anão foi quase três vezes maior (DE=0,53 galhas/cm^2) do que o valor mais baixo, que foi registrado no Furo do Café (DE=0,18 galhas/cm^2). As médias da densidade por área foliar remanescente (DE1) e da diferença entre as densidades (DIF) acompanharam a tendência da densidade estimada para as galhas. A análise de variância não-paramétrica de Kruskal-Wallis (*H*) mostrou que todos os parâmetros mensurados apresentaram diferença significativa entre os sítios estudados, sendo essas diferenças avaliadas através das comparações entre os sítios via o método *a posteriori* de Dunn.

Tabela 1. Valores médios (± DP; n=7) das taxas de herbivoria de insetos folívoros exófagos e endófagos por folha na península de Ajuruteua, Bragança – PA. C=área foliar total; R= área foliar remanescente; B=área pastejada (mastigadores); AG=área ocupada pela galha; G=número de galhas; DE= densidade (número de galhas por área foliar total ou G/C); DE1= densidade1 (número de galhas por área foliar remanescente ou G/R); DIF=diferença entre as densidades (DE1-DE); N=número de folhas examinadas; P= nível de significância para o teste de Kruskal-Wallis (H).

SÍTIOS	SALINIDADE	C (cm^2)	R (cm^2)	B (cm^2)	AG (cm^2)	G	DE (galhas/cm^2)	DE1 (galhas/cm^2)	DIF (galhas/cm^2)	N
Furo do Taici	16,4	26,60±13,47	23,43±12,66	3,17±3,58	1,65±2,86	06,23±05,08	0,25±0,25	0,33±0,37	0,08±0,17	7
Furo do Café	33,7	36,00±12,38	31,22±12,67	3,51±5,47	1,84±1,69	06,40±05,14	0,18±0,15	0,22±0,19	0,04±0,06	7
Km17	40	38,36±15,20	30,44±13,15	7,92±4,71	1,38±1,06	11,36±09,32	0,32±0,31	0,42±0,39	0,10±0,11	7
Bosque Anão	> 70	15,73±06,10	13,51±05,85	2,22±1,93	1,25±1,47	07,17±10,25	0,53±0,83	0,96±2,20	0,43±1,82	7
H		179,59	152,75	105,67	10,65	16,14	13,44	15,20	108,09	
P		<0,001	<0,001	<0,001	<0,05	<0,01	<0,01	<0,01	<0,001	

A Tabela 2 apresenta os resultados da aplicação do método de Dunn. Das 48 comparações, aproximadamente a metade dos resultados apresentou diferença significativa ($p<0,05$).

Os resultados relativos à área foliar total (C) mostraram que somente entre o Km17 (38,36±15,20) e o Furo do Café (36,00±12,38) não houve diferença significativa, pois foram os sítios com valores mais altos e similares. O mesmo resultado foi obtido para a área remanescente (R). O conjunto de dados mostrou que não houve diferença significativa apenas entre o Furo do Taici (3,17±3,58) e o Bosque Anão (2,22±1,93) com relação à área pastejada por mastigadores (B), muito embora o Furo do Café apresente valores próximos aos desses dois sítios (3,51±5,47). A diferença significativa existente entre os valores médios de área galhada (AG) é decorrente da relação significativa entre o Bosque Anão e o Furo do Café (1,25±1,47; 1,84±1,69). Já a quantidade de galhas (G) registrada para os sítios apresenta relação significativa entre o Furo do Taici (06,23±05,08) e o Km17 (11,36±09,32), como também entre o Bosque Anão (07,17±10,25) e o Furo do Café (06,40±05,14).

É relevante notar que não houve diferença significativa entre o Km17, sítio com maior concentração de galha, e o Furo do Café, por exemplo, que possui um dos menores valores juntamente com o Furo do Taici. Quando o número de galhas por área foliar total (DE) é analisado, a diferença significativa aparece entre os sítios que possuem os maiores e menores valores médios (Bosque Anão (0,53±0,83) e Furo do Café (0,18±0,15)). Esse mesmo resultado foi obtido para a variável DE1 (número de galhas por área foliar remanescente), com a ressalva de que o sítio com maiores valores de densidade também difere significativamente do Km17 (DE1=0,32±0,31; DE1=0,42±0,39). Nas comparações realizadas para a variável DIF, que expressa a diferença entre essas duas estimativas de densidade, os sítios com maiores e menores

valores (Bosque Anão e Furo do Café, respectivamente) são responsáveis pela diferença significativa registrada entre os sítios estudados.

Tabela 2. Comparações dos Sítios entre os tratamentos (Sítio 1 = Furo do Taici, Sítio 2 = Km 17, Sítio 3 = Bosque Anão, Sítio 4 = Furo do Café), através do método de Dunn (teste de Kruskal-Wallis), para cada variável utilizada na análise da herbivoria de insetos folívoros exófagos e endófagos na península de Ajuruteua, Bragança – PA. C=área foliar total; R= área foliar remanescente; B=área pastejada (mastigadores); AG=área ocupada pela galha em C; G=número de galhas; DE= Densidade de galhas em C (=G/C); DE1=Densidade de Galhas em R; N=número de folhas examinadas; P= nível de significância. n.s.= não significativo.

VARIÁVEL	COMPARAÇÕES	DIFERENÇA DOS POSTOS	Z - CALCULADO	P
C	Sítios 1 e 2	96,93	5,18	< 0,05
	Sítios 1 e 3	116,24	7,83	< 0,05
	Sítios 1 e 4	90,42	4,88	< 0,05
	Sítios 2 e 3	213,17	11,02	< 0,05
	Sítios 2 e 4	6,51	0,29	n.s.
	Sítios 3 e 4	206,66	10,78	< 0,05
R	Sítios 1 e 2	69,76	3,73	< 0,05
	Sítios 1 e 3	117,38	7,91	< 0,05
	Sítios 1 e 4	79,37	4,29	< 0,05
	Sítios 2 e 3	187,14	9,67	< 0,05
	Sítios 2 e 4	9,61	0,43	n.s.
	Sítios 3 e 4	196,76	10,27	< 0,05
B	Sítios 1 e 2	158,10	8,41	< 0,05
	Sítios 1 e 3	33,31	2,22	n.s.
	Sítios 1 e 4	50,58	2,72	< 0,05
	Sítios 2 e 3	191,41	9,84	< 0,05
	Sítios 2 e 4	107,52	4,81	< 0,05
	Sítios 3 e 4	83,90	4,35	< 0,05

VARIÁVEL	COMPARAÇÕES	DIFERENÇA DOS POSTOS	Z - CALCULADO	P
AG	Sítios 1 e 2	23,22	1,59	n.s.
	Sítios 1 e 3	5,89	0,46	n.s.
	Sítios 1 e 4	36,92	2,58	n.s.
	Sítios 2 e 3	29,11	1,89	n.s.
	Sítios 2 e 4	13,70	0,82	n.s.
	Sítios 3 e 4	42,81	2,82	< 0,05
G	Sítios 1 e 2	46,61	3,21	< 0,05
	Sítios 1 e 3	12,64	0,99	n.s.
	Sítios 1 e 4	3,13	0,22	n.s.
	Sítios 2 e 3	59,25	3,87	< 0,05
	Sítios 2 e 4	43,48	2,62	n.s.
	Sítios 3 e 4	15,77	1,04	n.s.
DE	Sítios 1 e 2	17,16	1,17	n.s.
	Sítios 1 e 3	28,32	2,18	n.s.
	Sítios 1 e 4	24,97	1,72	n.s.
	Sítios 2 e 3	11,16	0,72	n.s.
	Sítios 2 e 4	42,14	2,51	n.s.
	Sítios 3 e 4	53,30	3,47	< 0,05
DE1	Sítios 1 e 2	25,40	1,72	n.s.
	Sítios 1 e 3	32,77	2,52	n.s.
	Sítios 1 e 4	20,39	1,42	n.s.
	Sítios 2 e 3	7,37	0,47	n.s.
	Sítios 2 e 4	45,79	2,74	< 0,05
	Sítios 3 e 4	53,16	3,49	< 0,05
DE1-DE	Sítios 1 e 2	35,75	2,47	n.s.
	Sítios 1 e 3	31,19	2,41	n.s.
	Sítios 1 e 4	124,09	8,61	< 0,05
	Sítios 2 e 3	66,93	4,37	< 0,05
	Sítios 2 e 4	159,84	9,65	< 0,05
	Sítios 3 e 4	92,91	6,10	< 0,05

As variáveis área foliar total (C) e área foliar pastejada por folívoros exófagos (B), correlacionaram-se positiva e significativamente em três, dos quatro sítios de estudo analisados (Furo do Taici, Bosque Anão e Km 17), mas não no Furo do Café. Uma relação positiva e significativa entre área foliar total (C) e área foliar pastejada por galhadores (AG) só foi observada nas plantas do Furo do Taici e do Bosque Anão. A relação entre a variável densidade de galhas (DE) e área foliar total (C) foi significativa apenas para o Furo do Café (Tabela 3 e Figura 2).

Tabela 3. Resultado da regressão linear, apresentando os valores do coeficiente de correlação de Pearson (R) e do coeficiente de determinação (R2) e respectivos níveis de significância (P), para as três combinações de variáveis (CxB; CxAG e CxDE), nos quatro sítios de trabalho na península de Ajuruteua, Bragança, Pará. C=Área foliar total; B=Área pastejada; AG=Área ocupada pela galha; DE= Densidade de Galhas; QM=Quadrado Médio;. n.s.= não signficativo.

SÍTIO	VARIÁVEIS	R	R^2	GL	QM	F	P
Furo do Taici	C x B	0,40	0,15	174	19,64	32,43	< 0,001
	C x AG	0,19	0,03	108	16,94	3,79	< 0,05
	C x DE	0,36	0,12	108	1,33	15,46	< 0,001
Km17	C x B	0,57	0,32	67	17,14	32,48	< 0,001
	C x AG	0,17	0,02	54	7,06	1,63	n. s.
	C x DE	0,27	0,07	54	1,98	4,11	< 0,05
Bosque Anão	C x B	0,32	0,10	139	10,48	15,46	< 0,001
	C x AG	0,23	0,05	81	10,58	4,48	< 0,05
	C x DE	0,35	0,12	81	4,96	11,29	< 0,01
Furo do Café	C x B	0,16	0,02	69	37,46	1,91	n. s.
	C x AG	0,16	0,02	56	45,70	1,51	n. s.
	C x DE	0,19	0,003	56	0,94	2,15	n. s.

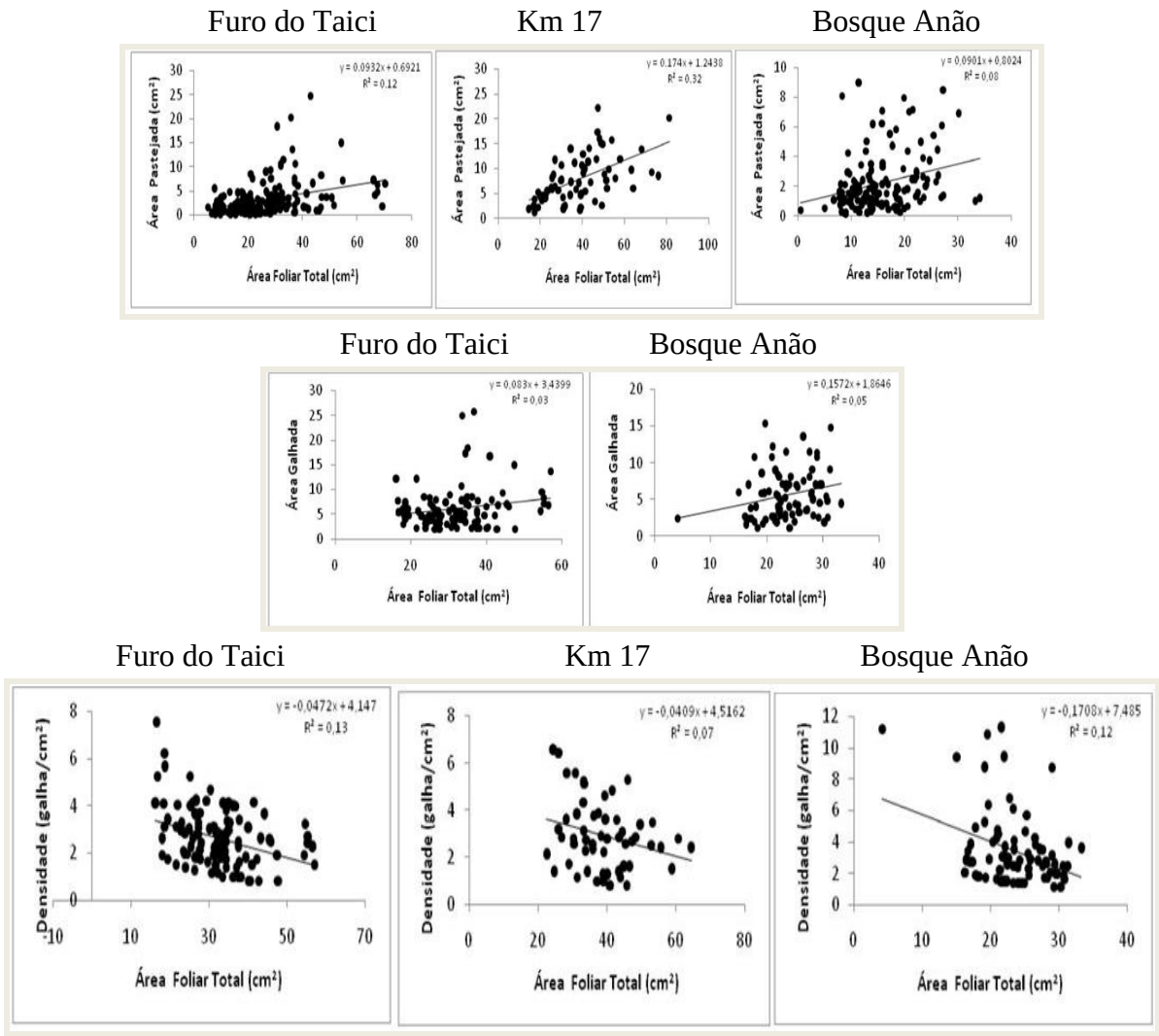

Figura 4 Curvas de regressão significativas para as três combinações de variáveis (CxB; CxAG e CxDE), nos quatro sítios de trabalho na península de Ajuruteua, Bragança, Pará. Área foliar total; Área pastejada; Área ocupada pela galha; Densidade de Galhas; Coeficiente de determinação.

A Figura 5 compara a porcentagem de área foliar consumida por folívoros exófagos e endófagos para os quatro sítios de trabalho. O sítio com maior área foliar consumida por herbívoros mastigadores foi o Km17 com 16,7% e o menor valor foi registrado para o Furo do Taici (10,3%), enquanto o local com maior consumo por herbívoros galhadores foi o Furo do Café e o menor foi o Km17 com 6,7% e 2,4%, respectivamente. Comparativamente a diferença percentual dos danos causados na área foliar por herbívoros exófagos (mastigadores) e endófagos (galhadores) é de apenas 8,4%, apresentando os mastigadores uma variação de 10,3 a 16,7%, enquanto os galhadores de 4,3 a 14,4%. Ambos os tipos de herbivoria representam em torno de 1/6 do total da área foliar.

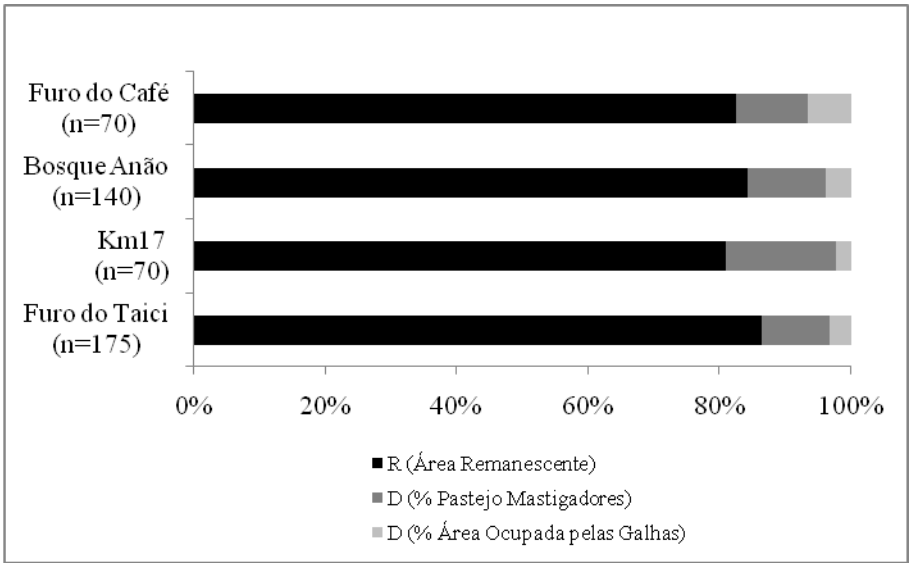

Figura 5 Área foliar (cm^2) de *Avicennia germinans* e taxas percentuais de herbivoria por mastigadores e galhadores nos quatro sítios de trabalho, na península de Ajuruteua, Bragança, Pará.

Discussão

Incidência de galhas nas três espécies de mangue

Diversos trabalhos realizados em manguezais em diferentes regiões geográficas do globo comparando os níveis de herbivoria em espécies de *Avicennia* com os de espécies de *Rhizophora* têm apontado uma maior preferência de insetos herbívoros por plantas do gênero *Avicennia* (Robertson & Duke 1987, Kathiresan 1992, Hogarth 1999, Kathiresan & Bingham 2001), assim como constatado no presente trabalho. As explicações para esta maior preferência convergem para análises experimentais que demonstraram que as espécies do gênero *Avicennia* apresentam uma quantidade muito mais baixa de compostos secundários (taninos), quando comparadas às outras espécies de mangue (*ex. L. racemosa* e *R. mangle*), além de mais altos níveis de nutrientes em suas folhas (Medina *et al*. 2001; Bernini & Rezende 2010). Adicionalmente, as folhas das espécies de *Avicennia*, comparativamente, são menos coriáceas que as de *R. mangle* e *L. racemosa* oferecendo menos resistência ao ataque por herbívoros.

Segundo Burrows (2003), em contraste com a raridade do registro de galhas em espécies do gênero *Rhizophora* e de outros gêneros típicos de manguezal, a presença de galhas é extremamente comum nas espécies do gênero *Avicennia*. Nas florestas de mangue da Austrália, por exemplo, as galhas são comumente observadas em folhas de *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh., mas não em folhas de *Rhizophora stylosa* Griff. Ainda segundo este autor, a presença de galhas pode ser assumida como uma característica distintiva entre as faunas associadas às espécies do gênero *Avicennia* e aquelas da família Rhizophoraceae. Além da península de Ajuruteua, *R. mangle* já foi observada com galhas em outras áreas de manguezal, nos Estados do Pará (Ilha do Marajó) (Gomes *com. pess.*) e Maranhão (Burrows 2003), mas em frequência igualmente baixa. Esta frequência reduzida de galhadores e também de outros herbívoros (Menezes & Peixoto 2009) observada em

folhas de *R. mangle* está provavelmente relacionada às defesas químicas e físicas desenvolvidas por esta espécie, tais como: dureza das folhas, altas concentrações de taninos solúveis, além da alta proporção de C/N observada em suas folhas (Robertson & Duke 1987; Fernandes *et al*. 1994; Feeny 1976; Fox & Macauley 1977; Lowman & Box 1983; Farnsworth & Ellison 1991).

Adicionalmente, alguns trabalhos apresentam *R. mangle* com valores médios muito altos de herbivoria por exófagos (Lacerda *et al*. 1986, Farnsworth & Ellison 1991, Farnsworth & Ellison 1993, Jonhstone 1981). Algumas das possíveis explicações devem estar relacionadas com o fato dessa espécie possuir folhas de menor longevidade média quando comparada às folhas de *A. germinans* (Burrows 2003), e também por *R. mangle* possuir, em algumas regiões, um alto conteúdo de carboidratos solúveis, o que conferem à planta um alto valor nutricional (Lacerda *et al.*1986).

L. racemosa já foi observada com galhas induzidas por ácaros em áreas de manguezais no Estado de Pernambuco, Brasil (Mendonça & Almeida-Cortez 2007).

Na península de Ajuruteua, o Bosque Anão é dominado em 100% por espécimes de *A. germinans*, o que por si só promove a convergência de herbívoros para esta área. Além disso, os valores de salinidade desse sítio são bastante elevados, principalmente no período seco, o que segundo Tomlinson (1986) causa toxicidade às plantas pela alta concentração de sal nos tecidos foliares, fazendo com que a planta apresente um alto investimento em eliminação de sal. Esse processo gera um déficit energético na planta o que reflete no baixo investimento em biomassa e complexidade estrutural, resultando no nanismo da planta. Essa condição de estresse parece estar associada, de alguma forma, à infestação da planta por galhas.

Os resultados do estudo comparativo entre os sítios de trabalho respondem satisfatoriamente a segunda pergunta do presente estudo, mostrando que o Bosque Anão possui a maior densidade de galhas, sendo esse valor três vezes superior aqueles

registrados para os outros sítios de trabalho, onde os indivíduos de *A. germinans* não apresentam crescimento limitado, pois não se encontram sob condição de estresse salino.

Área foliar ocupada por folívoros exófagos e endófagos

O consumo foliar médio de *A. germinans* por folívoros exófagos variou positiva e significativamente em três dos quatro sítios de estudo, com o maior valor registrado no Km17, e o menor no Bosque Anão. Os valores encontrados no presente estudo são equivalentes aqueles registrados em outros levantamentos discretos (de 3,3% a 14,8%) realizados na região Neotropical (Saur *et al.* 1999; Farnswoth & Ellison 1991; Farnsworth & Ellison 1993).

Gonçalves-Alvim *et al*. (2001) analisaram a variação da densidade de galhas de *Cecidomyia avicenniae* Cook em folhas de *A. germinans* em um gradiente de salinidade no Estado do Maranhão, constatando que a densidade de galhas foi positiva e significativamente relacionada com a esclerofilia e salinidade e inversamente relacionada com à área foliar. A mesma tendência foi observada para os dados da península de Ajuruteua, onde o local que apresentou os maiores registros de salinidade, o Bosque Anão, foi também o que apresentou os menores valores médios de área foliar, área remanescente e área pastejada por folívoros exófagos. Contudo, esta foi a área com o segundo maior número médio de galhas e a maior densidade de galhas registradas dentre os quatro sítios de estudo.

A densidade de galhas por área foliar variou negativa e significativamente em três das quatro áreas estudadas, não sendo significativa apenas para o Furo do Café. As árvores anãs de *A. germinans* apresentaram a menor área foliar e a maior densidade de galhas. Este resultado, provavelmente, está relacionado indiretamente com a maior salinidade observada nessa área, condição ambiental que certamente promove a maior esclerofilia

foliar nas espécies arbóreas de mangue. Ambientes salinos apresentam vegetação com folhas semelhantes às da vegetação de ambientes xeromórficos, com valores elevados de esclerofilia, da mesma forma se observa uma alta riqueza de insetos galhadores em ambientes com características xeromórficas (Lara *et al*. 2002).

É importante ressaltar que as plantas sob estresse apresentam um evidente aumento da massa foliar específica (=esclerofilia) (Silva *et al.* 2009). No presente estudo, os valores de esclerofilia das três espécies de mangue dominantes na península de Ajuruteua foram calculados a partir de dados publicados por Medina *et al.* (2001). Os maiores valores foram registrados para *R. mangle* e *L. racemosa* (0,014 g/cm^2 e 0,013 g/cm^2, respectivamente) e 0,011 g/cm^2 para plantas de *A. germinans* com crescimento normal e 0,012 para plantas anãs da mesma espécie do Bosque Anão. As plantas anãs apresentam valores de esclerofilia foliar maiores do que as plantas da mesma espécie em sítios sob condições não estressantes. Os resultados obtidos por Gonçalves-Alvim *et al*. 2001 corroboram com o presente trabalho, mostrando que os valores mais altos para a esclerofilia foliar em *A. germinans* ocorre em ambientes mais salinos.

Apesar das galhas representarem um tipo muito comum de dano em *Avicennia* é visualmente fácil perceber que este tipo de herbivoria não significa um grande montante de dano foliar para este grupo de espécies. Comparativamente a diferença percentual dos danos causados na área foliar entre mastigadores e galhadores foi de apenas 8,4%, sendo que ambos os tipos de herbivoria representam cerca de 1/6 do total da área foliar. No entanto, as galhas podem ser responsáveis por diversos impactos, como: a redução da taxa fotossintética, abscisão precoce das folhas e pelo redirecionamento de energia, assumindo dessa forma grande importância dentre os mecanismos causadores de impacto na planta hospedeira (Burrows 2003, Hartley 1998). Por fim, é relevante enfatizar que embora os efeitos da herbivoria nos manguezais sejam considerados negativos para a planta (Cannicci *et al*. 2008), o efeito para manguezal pode ser diferente, pois segundo Fernandes

et al. (2009), as atividades de herbivoria por folívoros exófagos mastigadores podem ser traduzidas em efeitos positivos, acelerando a decomposição da matéria orgânica de origem vegetal, promovendo, dessa forma, a ciclagem de nutrientes no sistema.

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Pará (FAPESPA) (Edital Nº 004/2007) e ao Instituto Internacional de Estudos Brasileiros (IIEB) – Programa BECA (Scholarship - B/2007/02/BDP/05), pelo suporte financeiro para RCOS.

Referências bibliográficas

Araújo A. P. A., De Paula, J. D., Carneiro, M. A. A. & Schoereder, J. H. 2006. Effects of host plant architecture on colonization by galling insects. **Austral Ecology 31**: 343–348.

Ayres, M.; Ayres Junior, M.; Ayres, D. L.; Santos, A. S**.** 2007. **BioEstat 5.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas**. Belém: Sociedade Civil Mamirauá. 364 p.

Bernini, E. & C. E. Rezende. 2010. Concentração de nutrientes em folhas e sedimento em um manguezal do norte do estado do Rio de janeiro. **Revista da Gestão Costeira Integrada. Número especial.**

Burrows, D. W. 2003. **The role of insect leaf herbivory on the mangroves *Avicennia marina* e *Rhizophora stylosa***. Tese de Doutorado. School of Tropical Ecology, James Cook University, Austrália.

Cannicci, S.; Burrows, D.; Fratini, S.; Smith III, T. J., Offenberg, J. & Dahdouh-Guebas, F. 2008. Faunal impact on vegetation structure and ecosystem function in mangrove forests: A review. **Aquatic Botany** 89: 186–200.

Carneiro, M. A. A.; Fernandes, G.W. & Souza, O. F. F. 2005. Convergence in the Variation of Local and Regional Galling Species Richness. Neotropical Entomology 34(4):547-553.

Farnsworth, E.J. & Ellison, A.M. 1991. Patterns of herbivory in Belizean mangrove swamps**. Biotropica** 23: 555-567.

Farnsworth, E.J. & Ellison, A.M. 1993. Dynamics of herbivory in Belizean mangal. **Journal of Tropical Ecology** 9: 435-453.

Feeny, P. 1976**.** Plant apparency and the diversity of phytophagous insects. **Rec. Adv. Phytochem.**10: 1-22.

Fernandes, G. W. & Price, P. W. 1988. Biogeografical gradients in galling species richness: tests of hypothesis. **Oecologia**. 76: 161-167.

Fernandes, G. W. & Price, P. W. 1991. Comparasions of tropical and temperate galling species richness: the roles of environmental harshness and plant nutrient status. *In*: Price, P.W.; Lewinson, T. M.; Fernandes, G. W. & Benson, W. W. (eds.). **Plant animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. New York, NY: John Wiley and Sons: 51-69.

Fernandes, G. W. & Price, P. W. 1992. The adaptative significance of insect gall distribution: Survivorship of species in xeric and mesic habitats. **Oecologia**. 90: 14-20.

Fernandes, G. W., Lara, C. F. L. & Price, P. W. 1994. The geography of galling insects and the mechanisms that result in patterns. *In*: P. W. Price, W. J. Mattson and Y. Barranchikov (Eds.). **The ecology and evolution of gall-forming insects**, pp 42-48. United States Department of Agriculture, St. Paul, Minnesota.

Fernandes, G. W.; Espírito-Santo, M. M.; Faria, M. F. 1999. Cynipid Gall Growth Dynamics and Enemy Attack: Effects of Gall Size, Toughness and Thickness. **Annual Society Entomological Brasil. 28**: 211-218.

Fernandes, G. W. F. & Negreiros, D. 2001. The occurrence and effectiveness of hypersensitive reaction against galling herbivores across host taxa. **Ecological Entomology. 26**: 46-55.

Fernandes, M. E. B F., Nascimento, M. A. M. & Carvalho, M. L. 2009. Effects of herbivory by *Hyblaea puera* (Hyblaeidae: Lepidoptera) on litter production in the mangrove on the coast of Brazilian Amazonia. **Journal of Tropical Ecology.**25:337–339.

Fox, L.R. & Macauley, B.J. 1977. Insect grazing on *Eucalyptus* in response to variation in leaf tannins and nitrogen. Oecologia 29:145-62.

Gonçalves-Alvim, S. J., Santos, M. C. F. V. & Fernandes, G. W. 2001. Leaf gall abundance on *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) along interstitial salinity gradient. **Biotropica**. 33 (1): 69-77.

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.

Hogharth, P. J. 1999. **The biology of mangroves**. Oxford University Press. New York. 288 p.

Huffaker, C. B.; Dhlsten, D. L.; Janzen, D. H. & Kennedy, G. G. 1984. Insect influences in the regulation of plant populations and communities. 659-695 pp. *In*: Huffaker, C. B. & Rabb, R. L. (eds.). **Ecological Entomology**. John Wiley & Sons, New York, USA.

Johnstone, I. M. 1981. Comsumption of leaves by herbivores in mixed mangroves stands. **Biotropica**. 13: 252-259.

Kathiresan, K., 1992. Foliovory in Pichavaram mangroves. Envir. Ecol. 10: 988–989

Kathiresan, K. & Bingham, B. L. 2001. Biology the mangroves and mangrove ecosystems. **Advances in Marine Biology**. 40: 81-251.

Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E. Ricketts, Kuper, T. H, Kreft, H. & Barthlott, W. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. **Journal of Biogeography**. 32: 1107-1116.

Lacerda, L. D.; José, D. V.; Resende, C. E.; Francisco, M. C. F.; Wasserman, J. C. & Martins, J. C. 1986. Leaf chemical characteristics affecting herbivory in New World mangrove forest. **Biotropica.** 18: 250 255.

Lara, A. C. F.; G. W. Fernandes & S. J. Gonçalves-Alvim. 2002. Tests of hypotheses on patterns of gall distribution along an altitudinal gradient. **Tropical Zoology 15**: 219–232.

Lowman, M.D. and Box, J.D. 1983. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. **Australian Journal of Ecology** 8: 17-25.

Medina, E.; T. Giarrizo; M. Menezes; M. Carvalho Lira; E. A. Carvalho; A. Peres; B. A. Silva; R. Vilhena; A. Reise & F. C. Braga. 2001. Mangal communities of the "Salgado Paraense": Ecological heterogeneity along the Bragança peninsula assessed through soil and leaf analyses. **Amazoniana 16**: 397–416.

Mendonça, I. V. S. & Almeida-Cortez, J. S. 2007. Caracterização da galha induzida por ácaro em *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn (Combretaceae). **Biota Neotropica** 7: 164–170.

Menezes, L. F. T. & Peixoto, A. L. 2009. Leaf damage in a mangrove swamp at Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**. 32: 715-724.

Menezes, M. P. M. & Mehlig, U. 2005. Desfolhação maciça de árvores de *Avicennia germinans* (L.) Stearns 1958 (Avicenniaceae) por *Hyblaea purea* (Lepidoptera: Hyblaeidae), nos manguezais da península de Bragança, Pará, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Ciências Naturais**. 1(1): 221-226.

Price, P. W.; Fernandes, G. W.; Lara, A. C. F.; Brawn, J.; Barrios, H.; Wright, M. G.; Ribeiro, S. P. & Rothcliff, N. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. **Journal of Biogeography**. 25: 581-591.

Reise, A. 2003. Estimates of biomass and productivity in fringe mangroves of North-Brazil. Zmt-contribution 16. Center for Tropical Marine Ecology. Fahrenheitstrasse 6. Bremen, Gemany.

Robertson, A. I. & Duke, N. C. 1987. Insect herbivory on mangrove leaves in North Queensland. **Autralian Journal of Ecology**. 12: 1-7.

Santos, C. C. L. 2005. **Fenologia de Av*icennia* L. em dois sítios na peninsula de Ajuruteua, Bragança, Pará**. 18 p. Monografia. Campus Universitário de Bragança, Universidade Federal do Pará, UFPA.

Saur, E.,Imbert, D., Etienne, J. and Mian, D. 1999. Insect herbivory on mangrove leaves in Gaudeloupe: effects on biomass and mineral content. **Hydrobiologia** 413: 89-93.

Schaeffer-Novelli, Y. & Cintrón, G. 1986. Guia para estudos em áreas de manguezal: estrutura, função e flora. São Paulo: Caribbean Ecological Research.

Silva, J. O., Jesus, F. M. Fagundes, M. & Fernandes, G. W. 2009. Esclerofilia, taninos e insetos herbívoros associados a *Copaifera lagsdorffii* Desf. (Fabaceae: Caesalpinioideae) em área de transição Cerrado-Caatinga no Brasil. **Ecología Austral** 19:197-206.

Tomlinson, P. B. 1986. **The botany of mangroves**. Cambridge, Cambridge University Press, 413p.

CAPÍTULO 4

Características arquitetônicas de *Avicennia germinans* (L.) Stearn relacionadas ao aumento da diversidade e abundância de galhas nos manguezais da península de Ajuruteua, Bragança, Pará, Brasil

Rita de Cassia Oliveira Santos†, Marcus Emanuel Barroncas Fernandes†&Marlucia Bonifácio Martins*

† Universidade Federal do Pará, Campus de Bragança, Instituto de Estudos Costeiros, Laboratório de Ecologia de Manguezal, Alameda Leandro Ribeiro, s/n, Aldeia 68.600-000, Bragança, Pará, Brazil. CEP: 68600-000

* Museu Paraense Emílio Goeldi, Coordenação de Zoologia, Av. Perimetral, 1901, Terra Firme, Belém, Pará, Brazil. 66077-530

RESUMO

A arquitetura das plantas se constitui em um dos fatores determinantes na associação entre os insetos indutores de galha e suas respectivas plantas hospedeiras. Partindo desse pressuposto, o presente estudo irá testar a "hipótese da arquitetura da planta" que prediz uma correlação positiva entre a riqueza de espécie de galhadores e a complexidade estrutural das plantas, como resultado de um processo de sucessão ontogenética. A riqueza e abundância de galhadores foram avaliadas em quatro estádios ontogenéticos da planta hospedeira *Avicennia germinans* (L.) Stearn. Essa relação foi investigada nas florestas de mangue da península de Ajuruteua, no litoral do município de Bragança, Pará, Brasil. Para a análise da complexidade estrutural dessa espécie de mangue, as seguintes variáveis foram utilizadas: altura, número total de folhas e número total de folhas galhadas, as quais foram correlacionadas com a riqueza e a abundância de

galhas. Os estádios de desenvolvimento para *A. germinans* foram determinados de acordo com a altura dos indivíduos: 1º estádio (8 a 30 cm; n=31); 2º estádio (31 a 60 cm; n=13); 3º estádio (61 a 150 cm; n=09) e 4º estádio (151 a 300 cm; n=10). Um total de 63 indivíduos e 7.608 folhas foi analisado. As características estruturais da planta foram positivamente e significativamente correlacionadas com a abundância e riqueza de galhas nos quatro estádios de desenvolvimento. A altura do conjunto de plantas analisadas variou de 8,0 cm nos indivíduos de 1º estádio até 3,0 m para os indivíduos jovens do 4º estádio. A análise de variância não-paramétrica Kruskal-Wallis mostrou que as seis variáveis analisadas apresentaram diferenças significativas entre as diferentes fases de desenvolvimento. A correlação de Spearman para as oito combinações dessas seis variáveis apresentaram valores positivos e relativamente altos ($r_s \geq 0,90$), com exceção das combinações de galha/folha x altura e galha/folha x Nº total de folhas. Os resultados para *Avicennia germinans* mostram que esse tipo de herbivoria começa nos estádios iniciais do desenvolvimento do indivíduo, isto é, ainda na fase de plântula, e refletem o fato de que as plantas de maior porte disponibilizam maior quantidade de recursos para os insetos indutores de galha. Assim, um aumento na altura e no número de total de folhas implicou em um aumento de área *per se* e em maior visibilidade favorecendo o acesso à utilização de *A. germinans* pelos herbívoros ocorrentes no manguezal, e isso inclui a assembléia de artrópodos indutores de galhas.

Palavras - Chave: *A. germinans*, complexidade estrutural, sucessão ontogenética, riqueza, abundância, galhas, costa amazônica brasileira.

ABSTRACT

The architecture of plants constitutes one of the determining factors of the association between gall inducing insects and their host plants. Based on this assumption, this study will test the "hypothesis of plant architecture" that predicts a positive correlation between species richness of gall inducing insects and structural complexity of the plants as a result of an ontogenetic succession process. The richness and abundance of gall inducing insects was assessed in four ontogenetic stages in the host plant *Avicennia germinans* (L.) Stearn. This relationship was investigated in the mangrove forests of the Ajuruteua península, in the coastal city of Bragança, in the state of Pará, Brazil. To analyze the structural complexity of mangrove species, the following variables were used: height, total number of leaves and the total number of leaves with galls, which were correlated with the richness and abundance of galls. The stages of development of *A. germinans* were determined according to the height of individuals: first stage (80 to 30 cm, n = 31), second stage (31 to 60 cm, n = 13), third stage (61 to 150 cm, n = 09) and fourth stage (151 to 300 cm, n = 10). A total of 63 individuals and 7,608 leaves were analyzed. The structural characteristics of the plant were positively and significantly correlated with the abundance and diversity of galls on the four stages of development of *A. germinans*. The height of all plants analyzed ranged from 8.0 cm in the first stage to 3.0 m for the juvenile plants of the fourth stage. The Kruskal-Wallis variance nonparametric test revealed that six variables showed significant differences between the different stages of development. The Spearman correlation for the eight combinations of these six variables had positive and relatively high values ($r \geq 0.90$), except for the combinations galls / leaf x height and galls/leaf x total number of leaves. The results for *Avicennia germinans* show that this type of herbivory begins in the early stages of development of the individual, that is, still in the seedling stage, and that larger plants provide more resources for gall inducing

insects. Therefore, an increase in height and total number of leaves resulted in an increased area and visibility, encouraging access and the use of *A. germinans* by herbivores occurring in the mangrove, including the gall inducing arthropods.

Key words: *A. germinans*, structural complexity, ontogenetic succession, richness, abundance, galls, Brazilian Amazon coast.

INTRODUÇÃO

Diversos fatores interferem na riqueza e abundância de espécies de insetos herbívoros sobre suas plantas hospedeiras, principalmente, aqueles relacionados às características estruturais e fisiológicas das plantas hospedeiras. Além disso, algumas espécies vegetais estão associadas a uma fauna de herbívoros muito mais rica do que outras. Esta particularidade deve-se a alguns atributos intrínsecos a cada espécie, tais como: o espectro da distribuição geográfica, o isolamento taxonômico e a fisionomia ou arquitetura da planta (Cornell 1986).

A "hipótese da arquitetura da planta" prediz que variações na arquitetura (estrutura física das partes aéreas superiores) da planta hospedeira influenciam a estrutura da comunidade de insetos herbívoros, sua dinâmica e performance (Lawton 1983, Strong *et al.* 1984). De fato, alguns estudos apontam para o fato de que os insetos herbívoros são mais abundantes sobre plantas hospedeiras que apresentam maior complexidade estrutural, isto é, plantas que apresentam uma combinação de tamanho, forma de crescimento e variedade de estruturas acima do solo (Araújo *et al*. 2003, Fernandes *et al*. 2004, Araújo *et al.* 2006).

Segundo Araújo *et al*. (2006), as plantas estruturalmente mais complexas devem apresentar maior riqueza de insetos herbívoros por: i) promover maior diversidade de microhábitats para uma determinada planta, com diferenças de temperatura e umidade

(Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001), ii) abrigar populações maiores, reduzindo a probabilidade de extinção e iii) permitir a existência de um número maior de locais de refúgio, permitindo a persistência de espécies mais suscetíveis à predação.

Nesse contexto, vários trabalhos sobre insetos galhadores e suas plantas hospedeiras têm corroborado a hipótese de que há uma correlação positiva entre o aumento da riqueza e da abundância de insetos galhadores e o aumento da complexidade estrutural da planta hospedeira (Cornell 1986, Araújo & Santos 2009, Gonçalves-Alvim *et al.* 2010), mas, por outro lado, alguns estudos têm falhado em demonstrar essa tendência (Fernandes & Price 1988, Lara *et al*. 2002).

O conceito de sucessão ontogenética intraespecífica é particularmente interessante no caso das interações inseto-planta. Subjacente a este conceito está o processo de desenvolvimento da planta hospedeira, que implica em mudança contínua da qualidade do recurso, associada à seletividade comportamental, fisiológica e ecológica dos herbívoros, então, diferentes estádios de desenvolvimento ontogenético irão abrigar diferentes espécies de insetos herbívoros (Fonseca *et al.* 2006, Thomas *et al.* 2010). Ao longo do desenvolvimento da planta hospedeira ocorrem mudanças, tanto na qualidade quanto na viabilidade do recurso, permitindo a coexistência de diferentes espécies de insetos, através do uso de distintos estágios ontogenéticos apresentados pela mesma planta hospedeira (Fonseca & Benson 2003). De fato, vários trabalhos, em diferentes ecossistemas têm demonstrado que a abundância e a composição de espécies variam de acordo com o estágio ontogenético da sua planta hospedeira (Le Corff & Marquis 1999, Basset 2001, Medianero & Barrios 2001, Medianero *et al*. 2003, Cuevas-Reyes *et al.* 2004, Boege 2005), sugerindo a ampla ocorrência de padrões de sucessão ontogenética.

No presente estudo investiga-se o efeito das características arquitetônicas sobre a riqueza e a abundância de galhas nos estádios iniciais de sucessão ontogenética da planta hospedeira [*Avicennia germinans* (L.) Stearn – Acanthaceae], uma espécie típica dos

manguezais neotropicais. A alta variação arquitetônica observada em *A. germinans* aliada à sua riqueza de morfotipos de galhas associada, faz com que essa espécie de mangue torne-se ideal para testar a "hipótese da arquitetura da planta" e analisar as mudanças em termos de abundância e riqueza de galhadores ao longo do desenvolvimento ontogenético dessa planta. Mais especificamente, o presente estudo endereça as seguintes perguntas:

i) A abundância e riqueza de galhas muda ao longo dos diferentes estádios de desenvolvimento ontogenético de *A. germinans*?

ii) Se há algum efeito significativo, quais traços arquitetônicos estão relacionados com esse tipo de herbivoria?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O trabalho de campo foi realizado nas florestas de mangue ao longo da península de Ajuruteua, principalmente nas proximidades de dois canais-de-maré, o Furo do Taici (00º57,9'S-46º44,2'W) e o Furo da Estiva (00º50,2'S-46º36,6'W), no litoral do município de Bragança, Pará, Brasil (Figura 1).

Na região da península, a floresta de mangue estende-se por uma área maior do que 170 km^2. No Furo do Taici a floresta de mangue é dominada por *A. germinans*, com a ocorrência de *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn f. (Combretaceae). A paisagem no Furo da Estiva é composta, principalmente, por *A. germinans* e *R. mangle*, sendo ocasional o registro de árvores de *L. racemosa*. Os dois principais pontos amostrais apresentam diferentes características quanto à salinidade. O Furo do Taici recebe um grande aporte de água doce, apresentando salinidade média anual de 16,4 enquanto o Furo da Estiva, com maior influência de água salgada, apresenta salinidade média anual de 42, por ser o ponto mais próximo ao oceano.

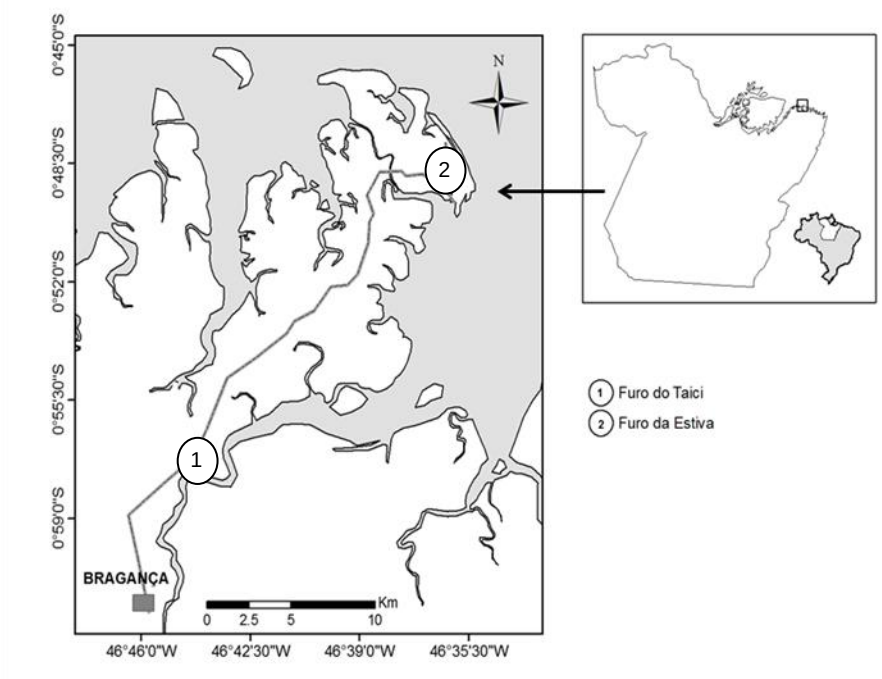

Figura. 1. Localização dos sítios de trabalho no entorno dos Furos do Taici e da Estiva, na Península de Ajuruteua, Bragança, Pará, Brasil.

Espécie focal

A. germinans é uma espécie típica dos manguezais neotropicais, encontrada em regiões litorâneas tropicais e subtropicais do oceano Atlântico (Schaeffer-Novelli *et al*., 1990), atinge mais de 30 metros de altura e apresenta fases de desenvolvimento muito distintas. Esta espécie apresenta um pico de floração que coincide com a estação seca, enquanto que o período de maior produção de frutos ocorre durante a estação chuvosa. O pico de produção e queda foliar, para esta espécie, é bimodal, ocorrendo tanto na estação chuvosa quanto na seca. A taxa média de sobrevivência para as folhas de *A. germinans* nesta região foi de 275 dias (Santos, 2005).

A. germinans é uma espécie pioneira, cuja fase do ciclo de vida em que atinge maturidade sexual é muito variável. A maturidade sexual pode ser atingida em uma fase ainda inicial do desenvolvimento com as plantas medindo ainda poucos centímetros de altura. Considerando que nas florestas de mangue pouco ou nenhum sub-bosque se desenvolve, com exceção de plântulas sem ramificações (Tomlinson, 1986), somente

algumas plantas jovens podem ser encontradas abrigadas sob o dossel da floresta. As plântulas e plantas jovens de diferentes alturas selecionadas no presente trabalho serão aqui consideradas estádios de sucessão ontogenética (Gatsuk *et al.* 1980, Sterck & Bongers 1998, Fonseca *et al.* 2006).

Procedimento

A amostragem foi realizada nos bosques de mangue, nas proximidades dos furos do taici e estiva, de acordo com a ocorrência e o tamanho das populações nos diferentes estádios de desenvolvimento. Quatro diferentes estágios de desenvolvimento foram definidos para representar a complexidade estrutural de *A. germinans* na área de estudo, a saber:

1º estádio de desenvolvimento - para o primeiro estádio de desenvolvimento foram utilizados 31 indivíduos. Esses indivíduos representam a classe de altura a partir de 8 cm, quando a plântula ainda apresenta os cotilédones e o primeiro par de protófilo, até 30 cm, considerada no presente estudo como uma planta jovem.

2º estádio de desenvolvimento – para esta fase foram registrados 13 indivíduos. A classe de altura representativa dessa fase inicial com indivíduos acima de 30 cm até 60 cm.

3º e 4º estádios de desenvolvimento – para a primeira fase foram registrados 09 indivíduos jovens, medindo mais de 60 cm até 150 cm de altura, ao passo que para a segunda fase foram encontrados 10 indivíduos com mais de 150 cm até 300 cm de altura.

Para todos os estádios foram mensurados as seguintes variáveis: altura, número de folhas por indivíduo, número de folhas com galhas, número e morfotipo de galha presente em cada folha.

Para comparar a riqueza e a abundância de galhas nos diferentes estádios ontogenéticos de *Avicennia germinans*, a arquitetura estrutural dessa espécie foi

representada por algumas características que se apresentam diferentemente em cada estádio de desenvolvimento.

No laboratório as folhas galhadas coletadas para todos os estádios de desenvolvimento, foram examinadas para o registro da riqueza (expressa pelo número de diferentes morfotipos) e da abundância (expressa pela quantidade desses diferentes morfotipos) de galhas. No presente trabalho, assume-se que o número de diferentes morfotipos de galhas pode ser utilizado para substituir o número de diferentes insetos indutores de galha, sendo um procedimento comumente aceito e adotado em estudos relativos a esse grupo de insetos, principalmente, por ser uma interação considerada do tipo espécie-específica (Floate *et al.* 1996; Fernandes & Price 1988; Price *et al.* 1998; Blanche & Ludwig 2001; Espirito-Santo *et al*. 2007).

Análise de dados

Foram utilizadas duas variáveis para determinar a arquitetura individual das plantas de *A. germinans*: altura e número total de folhas.

Os dados para cada estádio ontogenético foram obtidos em locais distintos da península de Ajuruteua, portanto de plantas diferentes, garantindo o pressuposto da independência das amostras. Todo conjunto de dados foi testado quanto à normalidade (teste de Lilliefors) e homogeneidade das variâncias (teste de Cochran). A análise conjunta das médias das variáveis testadas não resultou em distribuição normal, por isso utilizou-se estatística não-paramétrica. As variáveis foram relacionadas através da correlação de Spearman (r_s). Para se verificar se havia diferenças entre os estádios ontogenéticos da planta hospedeira foi realizada análise de variância Kruskal-Wallis. As análises foram realizadas nos programas Statistica v. 5.0 e Bioestat 5.0.

RESULTADOS

As análises subsequentes apresentam os resultados da avaliação de 63 indivíduos e 7.608 folhas de *A. germinans.* Para cada estádio de desenvolvimento um número diferente de indivíduos e folhas foi avaliado, variando de acordo com o método aplicado.

A Tabela 1 apresenta os valores médios registrados para as variáveis estruturais dos indivíduos de *A. germinans* nos diferentes estádios de desenvolvimento e das galhas registradas nas folhas desses indivíduos. A altura variou de 13,4 cm nos indivíduos de 1º estádio até 3,0 m para os indivíduos do último estádio. Considerando o primeiro e o último estádio de desenvolvimento, o número médio de folhas variou de 2,2±0,6 a 616,2 ± 210,3 e o número de folhas com galhas de 1,1±0,4 a 113,2±37,1, ao passo que a abundância e a riqueza variaram de 1,5±0,8 a 497,7±222,5 e 1,3±0,8 a 10,9±1,7, respectivamente. A razão galha/folha variou de 0,5±0,5 a 0,8±0,4, sendo as variações entre as fases de desenvolvimento de todas as variáveis analisadas significativas estatisticamente, de acordo com os resultados da análise de variância não-paramétrica Kruskal-Wallis.

Tabela. 1. Características estruturais, abundância e riqueza de galhas em *A. germinans* (Acanthaceae), na península de Ajuruteua, Bragança, Pará.

Estádios	Nº médio de folhas	Nº médio de folhas galhadas	Riqueza de galhas	Abundância de galhas	Galha/folha
1º (*n* = 31)	2,2 ± 0,6	1,1 ± 0,4	1,3 ± 0,8	1,5 ± 0,8	0,5 ± 0,5
2º (*n* = 13)	8,1 ± 1,7	2,2 ± 1,5	3,0 ± 2,1	5,0 ± 4,2	0,6 ± 0,4
3º (*n* = 09)	145,6 ± 64,9	31,9 ± 16,8	8,8 ± 2,2	166,3 ± 105,5	1,3 ± 0,9
4º (*n* = 10)	616,2 ± 210,3	113,2 ± 37,1	10,9 ± 1,7	497,7 ± 222,5	0,8 ± 0,4
P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,05	<0,001

Na análise de correlação de Spearman para as combinações das variáveis estruturais e os valores de herbivoria por galhadores, seis das combinações apresentaram valores r_s de 0,9 ou acima e níveis de significância de $P < 0,001$, enquanto para duas

combinações, as combinações galha/folha x altura e galha/folha x Nº de folhas, os valores r_s foram de 0,37 e 0,31, respectivamente, e os níveis de significância foram de P < 0,05 (Tabela 2).

Tabela. 2. Valores da correlação de Spearman (rs) para combinação das variáveis estruturais da planta hospedeira e herbivoria por galhadores e seus respectivo valores de P.

Variáveis	r_s	T (N-2)	Níveis de significância (P)
Nº de galha x Altura	0,91	15,15	< 0,001
Nº de galha x Total de folhas	0,91	14,40	< 0,001
Riqueza x Altura	0,89	13,03	< 0,001
Riqueza x Total de folhas	0,90	13,97	< 0,001
Nº de folhas com galha x Altura	0,90	14,29	< 0,001
Nº de folhas com galha x No total de folhas	0,91	15,34	< 0,001
Galha/folha x Altura	0,37	2,62	< 0,05
Galha/folha x Nº total de folha	0,31	2,16	< 0,05

A Figura 2 apresenta a comparação entre as médias das variáveis estruturais da planta hospedeira e as médias das variáveis relacionadas à herbivoria por galhadores e seus respectivos erros, para os quatro estádios de desenvolvimento observados.

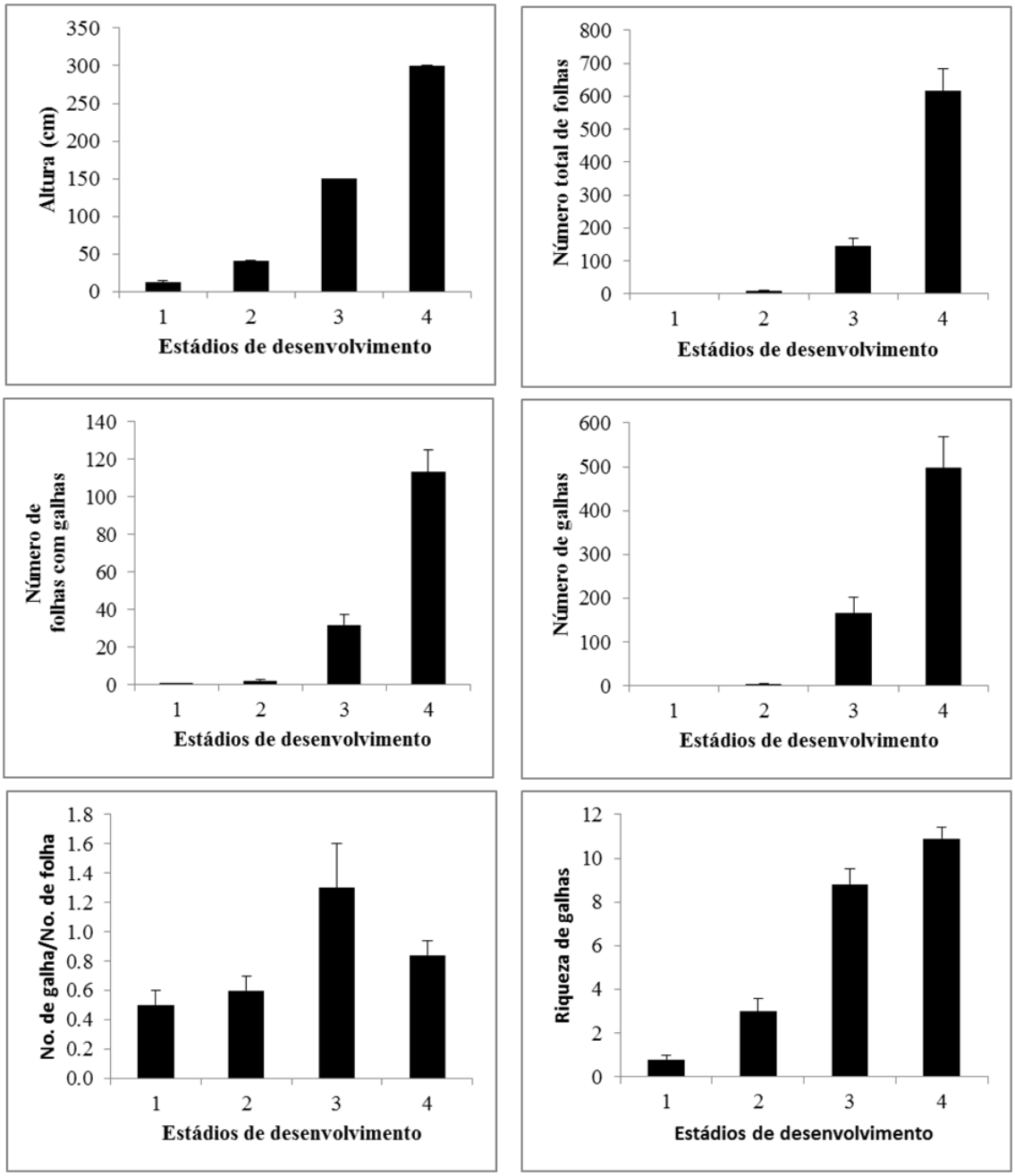

Figura. 2. Comparação das seis variáveis estruturais e de herbivoria por galhadores na península de Ajuruteua, Bragança, Pará.

DISCUSSÃO

Até o momento poucos são os trabalhos que acompanharam a ocupação inicial de plantas por artrópodos indutores de galhas no campo. Os resultados para a espécie arbórea de mangue *Avicennia germinans* mostraram que esse tipo de herbivoria começa nos estádios iniciais do desenvolvimento do indivíduo, ainda na fase de plântula. Tal infestação pode atingir um número considerável de galhas, mesmo que a planta ainda apresente um número relativamente pequeno de folhas.

A infestação de *A. germinans* por herbívoros galhadores deve estar ligada principalmente a três fatores que podem promover uma maior infestação em seus estádios iniciais de desenvolvimento: i) as espécies do gênero *Avicennia* são consideradas as mais "palatáveis" para os herbívoros nos manguezais neotropicais, por possuírem em suas folhas: alto teor de nitrogênio, baixa razão C/N, menos lignina e substâncias tóxicas (Bernini & Rezende 2010, Medina *et al*. 2001); ii) a baixa diversidade vegetal dos manguezais neotropicais (Hogarth 1999), que também é registrada para a península de Ajuruteua com apenas quatro espécies arbóreas típicas (*Rhizophora mangle* L., *Avicennia germinans*, *Avicennia schaueriana* Stapf and Leechman ex Moldenke e *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. f.) e uma associada (*Conocarpus erectus* L.) (Menezes *et al*. 2008) e iii) os esparsos registros de indivíduos da espécie congênere *A. schaueriana* ao longo da península de Ajuruteua.

Avicennia germinans é em vários pontos dos manguezais da península de Ajuruteua a espécie dominante. Além do mais, como foi ressaltado acima, esta espécie configura-se como a espécie mais palatável nesse ecossistema, o que a coloca como um dos principais alvos para herbívoros galhadores. Herbívoros galhadores necessitam escolher muito bem suas plantas hospedeiras no que se refere ao hábito alimentar, pois, passam parte do ciclo de vida como organismos sésseis, no interior das folhas dessas plantas. Esses fatores combinados parecem favorecer a utilização de *A. germinans* como

um recurso essencial nas florestas de mangue para a assembléia de herbívoros, inclusive para a de artrópodos indutores de galhas.

A relação direta e bastante significativa entre a riqueza e a abundância de galhas e as características estruturais dos diferentes estádios ontogenéticos da planta hospedeira refletem o fato de que as plantas de maior porte disponibilizam maior quantidade de recursos (ex. sítios de oviposição) e, por conseguinte, vão tornando-se mais visíveis e acessíveis para a assembléia de insetos galhadores (Lawton 1983; Fernandes & Price, 1988), facilitando a localização do recurso no tempo e no espaço. Esse resultado é ainda corroborado pela relação direta entre o aumento de folhas galhadas e o aumento da altura e do número total de folhas da planta. Contudo, os valores baixos obtidos nas correlações para as combinações galha/folha x altura e galha/folha x Nº total de folhas, são consequência do baixo número de folhas contabilizado no início do desenvolvimento da planta hospedeira.

Segundo Rosenzweig (1995), a riqueza de espécies é maior em ambientes mais heterogêneos. Plantas que apresentam uma maior complexidade estrutural devem representar um hábitat mais heterogêneo para insetos (Strong *et al.* 1984), isso porque possibilitam um aumento na distribuição espacial do recurso e na abundância de meristemas apicais (Espírito-Santo *et al*. 2007). Segundo Lawton (1983), a especialização dos herbívoros em classes de tamanho e estrato de uma determinada planta hospedeira deve resultar da complexa distribuição de recursos e inimigos naturais dentro e entre os hospedeiros individuais.

Vários trabalhos têm focalizado sobre as mudanças em características físicas e químicas das plantas e a incidência de diferentes guildas de herbívoros nos estádios iniciais (plântula e plantas jovens) da sucessão ontogenética (Bryant & Julkunentiitto 1995; Fritz & Hochwender 2001; Del Val & Dirzo 2003; Webber & Woodrow 2009), e

diversos trabalhos enfocando a guilda de insetos indutores de galhas apontam nesta mesma direção (Cuevas-Reyes *et al*. 2004; Gonçalves-Alvim & Fernandes 2001).

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Pará (FAPESPA) (Edital Nº 004/2007) e ao Instituto Internacional de Estudos Brasileiros (IIEB) – Programa BECA (Scholarship - B/2007/02/BDP/05), pelo suporte financeiro para RCOS.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Araújo, A. P. A.; Carneiro, M. A. A. & Fernandes G. W. 2003. Efeitos do sexo, do vigor e do tamanho da planta hospedeira sobre a distribuição de insetos indutores de galhas em *Baccharis pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47: 483–490.

Araújo, A. P. A.; Paula, J. D., Carneiro, M. A. A. & Schoereder, J. H. 2006. Effects of host plant architecture on colonization by galling insects. *Austral Ecology* 31: 343–348.

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

Basset, Y. 2001. Communities of insect herbivores foraging on saplings *versus* mature trees of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Oecologia* 129: 253–260.

Bernini, E. & Rezende, C. E. 2010. Concentração de nutrientes em folhas e sedimentos em um manguezal do norte do estado do Rio de Janeiro. *Revista da Gestão Costeira Integrada* 8:2.

Blanche, K.R. & Ludwig, J.A. 2001. Species Richness of Gall-Inducing Insects and Host Plants along an Altitudinal Gradient in Big Bend National Park, Texas. *American Midland Naturalis*t, v. 145.n° 2 (Apr), 219-232.

Boege, K. 2005. Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia* 143: 117–125.

Bryant, J. P. & Julkunentiitto, R. 1995. Ontogenetic development of chemical defense by seedling resin birch: Energy-cost of defense production. *Journal of Chemical Ecology*, 21, 883–896.

Cornell H.V. 1986. Oak species attributes and host size influence cynipine wasp species richness. *Ecology* 67:1582–1592.

Cuevas-reyes, P., Hanson, P., Dirzo, R. & Oyama K. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: The importance of plant richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal Ecology* 92:707–716.

Del Val, E. & Dirzo, R. 2003. Does ontogeny cause changes in the defensive strategies of the myrmecophyte *Cecropia peltata*? *Plant Ecology*169: 35–41.

Espírito-Santo, M. M., Neves, F. S., Andrade-Neto, F. R. & Fernandes, G. W. 2007. Plant architecture and meristem dynamics as the mechanisms determining the diversity of gall-inducing insects. *Oecologia*153: 353-364.

Fernandes, G. W. & Price, P. W. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness: test of hypotheses. *Oecologia*76: 161–167.

Fernandes, G. W., Castro, F. M. C., Faria, M. L., Marques E. S. A. & Greco, M. K. B. 2004. Effects of hygrothermal stress, plant richness, and architecture on mining insect diversity. *Biotropica*36: 240–247.

Floate K. D., Fernandes G. W. & Nilsson J. A. 1996. Distinguishing intrapopulacional categories of plants by their insect faunas: galls and rabbitbrush. *Oecologia* 105, 221–9.

Fonseca, C. R., & Benson, W. W. 2003. Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. *Oikos* 102: 407–412.

Fonseca, C. R., Fleck, T. & Fernandes, G. W. 2006. Processes driving ontogenetic succession of galls in a canopy tree. *Biotropica* 34: 514–521.

Fritz, R.S. & Hochwender, C.G. 2001. Seedling herbivory by slugs in a willow hybrid system: developmental changes in damage, chemical defense, and plant performance. *Oecologia*, *129*: 87–97.

Gatsuk, L.E.; Smirnova, O.V.; Vorontzova, L.I.; Zaugolnova, L.B.; Zhukova, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms a review. *Journal of Ecology* , 68. 675-699.

Gonçalves-Alvim S. J. & Fernandes, G. W. 2001. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four neotropical savannas. *Biodiversity Conservation* 10:70–98.

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.

Hogarth, P. J. 1999. **The biology of mangroves**. New York, Oxford University Press, 288 p.

Lara, A.C.F; Fernandes, G.W; Gonçalves-Alvim, S.J. 2002. Tests of hypotheses on patterns of gall distribution along an altitudinal 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.

Le Corff, J. & Marquis, R. J. 1999. Differences between understore and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri. *Ecology Entomology* 24: 46–58.

Legendre, P., Legendre, L. 1998. Numerical ecology. 2nd English edition. **Elservier Science** BV, Amsterdam. 853p.

Medina, E.; Giarrizzo, T.; Menezes, M.; Carvalho-Lira, M. Carvalho; E.A., Peres, A.; Silva, B.; Vilhena, R.; Reise, A. & Braga, F.C. 2001. Mangal commuties of the "Salgado Paraense": ecologycal heterogeneity along the Bragança península assessed through soil and leaf analisis. *Amazoniana* 16: 397-416.

Medianero, E. & Barrios. H. 2001. Riqueza de insetos cecidogenos em el dosel y sotobosque e dos zonas ecológicas en panamá. *Scientia* 16: 17–42.

Medianero, E., A. Valderrama & H. Barrios. 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.

Menezes, M. P. M.; Berger, U. & Mehlig, U. 2008. Mangrove vegetation in Amazonia: a review of studies from the coast of Pará and Maranhão States, north Brazil. *Acta Amazonica* 38: 403–420.

Price, P.W.; Fernandes, G.W.; Lara, A.C.F.; Braun, J.; Barrios, H.; Wright, M.G.; Ribeiro, S.P.; Rothcliff, N. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of Biogeography* 25, 581-591.

Rosenzweig M. 1995. **Species Diversity in Space and Time**. Cambridge University Press, Cambridge.

Santos, C. C. L. 2005. Fenologia de *Avicennia* L. em dois sítios na península de Ajuruteua, Bragança, Pará. 18 p. Monografia. Campus Universitário de Bragança, Universidade Federal do Pará, UFPA.

Schaeffer-Novelli, Y; Cintron-Molero, G; Adaima R. R. 1990. Variability of mangrove ecosystems along the Brazilian coast. Estuaries, 13:204–218.

Sterck, F.J.; Bongers, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85(2): 266-277.

Strong, D. R.; J. H. Lawton & T. R. E. Southwood. 1984. **Insects on plants: community patterns and mechanisms**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, vi+245 p.

Tomlinson, P. B. 1986. **The botany of mangroves**. Cambridge, Cambridge University Press, 413p.

Thomas, S. C., Sztaba, A. J. & Smith, S. M. 2010. Herbivory patterns in mature sugar maple: variation with vertical canopy strata and tree ontogeny. Entomological Ecological. 35:1-8.

Webber, B.L. & Woodrow, I.E. 2009. Chemical and physical plant defence across multiple ontogenetic stages in a tropical rain forest understory tree. *Journal of Ecology* 97: 761–771.

CAPÍTULO 5

CONCLUSÃO GERAL

O presente trabalho apresenta uma revisão da associação dos diferentes tipos de galhas com espécies arbóreas típicas dos manguezais. No primeiro trabalho é realizada uma exaustiva revisão da associação dos diferentes tipos de galhas e seus respectivos indutores com o gênero *Avicennia* L., que apresenta distribuição pantropical. Um total de 29 espécies de Cecidomyiidae (7 espécies já descritas e 22 morfotipadas) foram registradas para o gênero *Avicennia*, ditribuídas entre 4 [*A. germinans* (L.) Stearn; *A. marina* (Forks.) Vierh.; *A. officinalis* L.; *A. schaueriana* Stapf and Leechman ex Moldenke] das 10 espécies do gênero.

Além da revisão de literatura sobre herbivoria por galhadores em *Avicennia*, foram também acrescentadas informações inéditas sobre essa interação para os manguezais da península de Ajuruteua, Bragança – Pará, onde foram identificadas duas espécies deste gênero: *A. germinans* e *A. schaueriana*. A primeira constitui-se na espécie focal do presente estudo e é uma das mais dominantes nos manguezais da Amazônia brasileira, sendo a segunda pouco freqüente. Um total de 14 morfotipos de galha foi identificado a partir do exame das folhas de *A. germinans*. Neste montante não foram incluídas as galhas observadas nos ramos, o que elevaria a diversidade de galhadores registrada para as espécies do gênero como um todo, bem como para a região da península em Bragança.

Baseado na revisão mundial e nos novos dados apresentados e por serem as plantas mais atacadas por folívoros indutores de galha nos manguezais ao redor do mundo, as espécies do gênero *Avicennia* foram, no presente estudo, consideradas como plantas super-hospedeiras de indutores de galha para o ecossistema manguezal.

Além dos herbívoros galhadores, *A. germinans* sofre diversos outros tipos de danos causados por diferentes guildas de herbívoros que habitam o manguezal. Dentre elas

destaca-se a guilda dos herbívoros mastigadores, que leva à perda de tecido foliar precocemente ou mesmo ao longo dos estádios de desenvolvimento da planta.

A porcentagem de pastejo por herbívoros mastigadores e a ocupação por galhadores foi registrada para *A. germinans* em quatro sítios de trabalho ao longo da península de Ajuruteua (Furo do Taici, Km17, Bosque Anão e Furo do Café), em Bragança - Pará. A taxa de consumo da área foliar de *A. germinans* computada para a península estava dentro do espectro de variação da herbivoria registrada para a região Neotropical.

A área que apresentou o maior consumo foliar por folívoros exófagos (mastigadores) nos pontos pesquisados na Península de Ajuruteua foi a do Km17 e o menor consumo foi aquele verificado para o Bosque Anão. Nesse sítio, as árvores de *A. germinans* lidam com o estresse salino e como consequência as árvores não apresentam estrutura desenvolvida, sendo as árvores emergentes de no máximo 5 metros de altura. Nesse sítio sob estresse salino, no entanto, foi registrada a menor área foliar e a maior densidade de galhas. Os valores observados para este sítio certamente estão relacionados à salinidade e à esclerofilia presente nas folhas dessas árvores anãs, levando a uma maior infestação de galhas.

Comparativamente a diferença percentual dos danos causados na área foliar por herbívoros exófagos (mastigadores) e endófagos (galhadores) é de apenas 8,4%, apresentando os mastigadores uma variação de 10,3 a 16,7%, enquanto os galhadores de 4,3 a 14,4%. Ambos os tipos de herbivoria representam em torno de 1/6 do total da área foliar. Ainda que a infestação por galhas aparentemente represente um pequeno montante do dano causado por herbívoros, seriam necessários estudos de herbivoria de longo prazo para se ter a exata noção do impacto desta guilda sobre suas plantas hospedeiras.

Outros aspectos também são relevantes no estudo da relação galha-planta hospedeira. Para avaliar o aumento da complexidade da planta hospedeira com relação à

sua abundância e riqueza de galhadores, seis variáveis foram analisadas (altura da planta, número total de folhas, número de folhas galhadas, razão galha/folha, número total de galhas e riqueza de galhas). As seis variáveis analisadas apresentaram diferenças significativas entre os quatro estádios ontogenéticos estabelecidos. O nível de correlação para as oito combinações dessas seis variáveis apresentaram valores positivos e relativamente altos ($r_s \geq 0,90$), com exceção das combinações de Galha/folha x altura e Galha/folha x Nº total de folhas, em função do pequeno número de folhas presentes nos estádios iniciais do desenvolvimento.

Os resultados da análise de complexidade estrutural mostraram que a ocupação por galhadores em condições naturais ocorre no início do desenvolvimento de *A. germinans*, ainda na fase de plântula. No decorrer do desenvolvimento da planta aumenta a disponibilidade de recurso (tecido vegetal das folhas, galhos, etc), a abundância e riqueza de galhas e, consequentemente, a diversidade e atividade de galhadores no manguezal.

Em geral, considera-se que os efeitos das atividades de herbivoria têm um efeito negativo na planta e no ecossistema. Para o manguezal não é diferente, mas, ao contrário, tais atividades podem ser traduzidas em efeitos positivos, como a aceleração do processo de decomposição da matéria vegetal no sistema, dessa forma fornecendo um rico suprimento de nutrientes de volta para o sistema.