

ECOLOGIA COMPORTAMENTAL: UMA FERRAMENTA PARA A COMPREENSÃO DAS RELAÇÕES ANIMAIS-PLANTAS

Kleber Del-Claro^{1,}, Helena Maura Torezan-Silingardi¹, Ceres Belchior¹ & Estevão Alves-Silva¹*

¹ Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia. Caixa Postal 593. CEP: 38400-902. Uberlândia, Minas Gerais. Brasil.
(www.leci.ib.ufu.br).

RESUMO

A manipulação experimental e a descrição de repertórios comportamentais são apenas dois exemplos das muitas ferramentas utilizadas pela ecologia comportamental para incrementar nossa compreensão sobre as interações entre animais e plantas. A ecologia comportamental permite avaliar como um determinado comportamento pode maximizar a aptidão dos indivíduos que o apresentam e possibilita quantificar suas variações na população. Permite também testar o valor adaptativo de comportamentos exibidos por diferentes membros de uma rede trófica, fornecendo uma visão sobre a comunidade. Nesse sentido, os métodos etológicos associados às técnicas clássicas e/ou modernas das áreas de botânica, zoologia, genética e computação, podem ser empregados na solução de questões ecológicas, que se referem principalmente ao significado das interações animais-plantas. Deste modo, as ferramentas etológicas empregadas na ecologia comportamental podem auxiliar na compreensão da natureza das relações animais-plantas, evidenciando o papel ecológico das espécies, os tipos de interações e seus resultados, a estrutura trófica da teia estabelecida, assim como os reflexos da pressão de seleção, a heterogeneidade de habitat e a variação geográfica. Apresentamos exemplos envolvendo o uso dessas metodologias e discutimos suas implicações para a conservação da biodiversidade de interações.

Palavras-chave: Ecologia do comportamento, etologia, biodiversidade, cerrado.

ABSTRACT

BEHAVIORAL ECOLOGY: A TOOL TO UNDERSTANDING PLANT-ANIMAL INTERACTIONS. Experimental manipulation and description of behavioral repertoires are just two examples of many different tools used in behavioral ecology to increase the knowledge about plant-animal interactions. Behavioral ecology allows us to evaluate how one behavior can maximize individual fitness and also makes it possible to quantify variations within populations. Behavioral ecology also allows for testing the adaptive value of the behaviors exhibited by distinct members in a food web, providing insights to many aspects of a given community. In this sense, ethological methods associated with modern or traditional techniques in botany, zoology, genetics and computational analysis can be employed in solving ecological questions, many of which are related to consequences of plant-animal interactions. Thus, the ethological tools used in behavioral ecology can help us understand plant-animal interactions in nature, including the ethological roles of species, types of interactions and their results, the structure of the established food web, impacts of selective forces, habitat heterogeneity and geographical variations. We illustrate these methodologies and also discuss their implications for conservation of interaction biodiversity.

Keywords: Behavioral ecology, ethology, biodiversity, Cerrado, Brazilian Savanna.

RESUMEN

ECOLOGIA DEL COMPORTAMIENTO: UNA HERRAMIENTA PARA ENTENDER LAS INTERACCIONES PLANTAS-ANIMALES. La manipulación experimental y la descripción de repertorios de comportamiento son apenas dos ejemplos de las numerosas herramientas utilizadas por la ecología del comportamiento para incrementar nuestra comprensión sobre la interacción entre animales y plantas. La ecología del comportamiento permite evaluar como un determinado comportamiento puede maximizar el éxito de los individuos y permite cuantificar sus variaciones dentro de las poblaciones. Permite también

evaluar el valor adaptativo de los comportamientos exhibidos por diferentes miembros de una red trófica, proveyendo una visión sobre diversos aspectos de una comunidad. En este sentido, los métodos etológicos asociados a las técnicas clásicas y/o modernas de las áreas de botánica, zoología, genética y computación, pueden ser empleados para responder a preguntas ecológicas que se refieren principalmente al significado de las interacciones animales-plantas. De este modo las herramientas etológicas empleadas en la ecología del comportamiento pueden ayudar en la comprensión de la naturaleza de las relaciones animales-plantas, evidenciando el papel ecológico de las especies, los tipos de interacciones y sus resultados, la estructura trófica de la red establecida, así como el impacto de la presión de selección, la heterogeneidad del hábitat y la variación geográfica. Presentamos ejemplos incluyendo el uso de estas metodologías y discutimos sus implicaciones para la conservación de la biodiversidad de las interacciones.

Palabras clave: Ecología del comportamiento, ecología, biodiversidad, cerrado.

IMPORTÂNCIA E ORIGENS DAS INTERAÇÕES ANIMAL-PLANTA

Desde os primórdios da vida na Terra, a espetacular radiação dos animais teve como base a enorme quantidade e variedade de recursos produzidos pelas plantas. Elas são os maiores produtores primários, autotroficamente energizando nosso planeta. A partir do Cambriano (500 milhões de anos atrás) e principalmente na Era Mesozóica (125 milhões de anos atrás), com o surgimento das angiospermas, as relações entre animais e plantas se tornaram cada vez mais evidentes (veja Herrera & Pellmyr 2002, para vários exemplos). Numa bela discussão sobre a evolução da biodiversidade, Price (2002a) mostra que a maior parte dos organismos terrestres voa de forma ativa ou passiva em algum estágio de sua vida. Muitos animais como insetos, aves e morcego batem asas e dão carona para uma série de ecto e endoparasitas enquanto outros como as aranhas podem ser carregadas por um fio de seda levado pelo vento. Já as plantas voam na forma de pólen ou de sementes. De uma forma ou de outra, o vôo de animais e plantas talvez seja um dos elementos principais para compreendermos a rica fauna e flora que observamos na Terra, assim como para que possamos compreender as interações entre animais e plantas.

Neste cenário, os organismos produtores de flores (angiospermas) parecem ter uma enorme dominância quando consideramos as relações mutualísticas entre plantas e animais, principalmente devido aos polinizadores e dispersores de sementes (Regall 1977). Isto pode ser facilmente entendido quando lembramos que a polinização por animais que voam permite às plantas a reprodução cruzada, mesmo quando estas se encontram em manchas muito

restritas ou quando estão amplamente dispersas no ambiente. O espalhamento das sementes, retiradas de suas áreas originais e levadas a locais distantes, pode ser feito por uma ampla diversidade de mamíferos e/ou aves e reduz drasticamente as chances de predação pós-dispersão por granívoros. Estas novas possibilidades, resultado de dispersão a longas distâncias e que reflete na ocupação de novos nichos, desencadearam a evolução da especialização das plantas em habitats específicos. Posteriormente, comportamentos característicos como respostas induzidas causadas pelos herbívoros, parasitas e interações mutualísticas com animais também surgiram. Toda esta nova gama de relações entre angiospermas e animais gerou uma impressionante radiação adaptativa e processos de especiação, devido a seqüências de mudanças evolucionárias que levaram à divergência nas linhagens. A ampla diversificação vegetal, advinda de suas interações com animais, é visível em suas distintas histórias de vida, estratégias de crescimento, defesas físicas e químicas e também na forma de utilização do habitat. Estes aspectos têm fascinado ecólogos vegetais, que se admiram com a espantosa riqueza de espécies em muitos biomas da Terra, assim como ecólogos de comunidades e comportamentais que se surpreendem freqüentemente com as complexas redes de interações (Herrera & Pellmyr 2002, Del-Claro 2004a).

Strong *et al.* (1984) estimaram que 22% de toda a biota seja composta por plantas, 26% por insetos herbívoros e 31% por insetos carnívoros ou saprófagos, que vivem basicamente dos produtores e seus consumidores primários. Price (2002a) especula que mais de 90% de toda a energia nos sistemas terrestres seja fixada autotroficamente pelas plantas (o restante o seria por algas e bactérias) e que quase

toda a fauna terrestre dependa desta produção, seja diretamente como alimento, abrigo ou micro-habitat ou indiretamente quando predadores e parasitas se utilizam do segundo nível trófico (herbívoros). Deste modo, percebe-se claramente a importância das relações entre plantas e animais para a vida no planeta como um todo.

Para Price (2002b), a biodiversidade deve ser vista e avaliada de modo a também contemplar a riqueza inerente das interações entre animais e plantas, incluindo o papel ecológico das espécies, os tipos de interações e seus resultados, a estrutura trófica da teia, pressão de seleção, heterogeneidade de habitat e variação geográfica. A biodiversidade interativa, entendida como a diversidade de relações bióticas em uma dada localidade, parece ser a pedra fundamental para a manutenção da viabilidade das comunidades naturais (Thompson 2005, Oliveira & Del-Claro 2005). Neste sentido, as ferramentas da ecologia comportamental têm se mostrado de grande utilidade na compreensão da natureza dessas relações bióticas.

OS PROPÓSITOS DA ECOLOGIA COMPORTAMENTAL

Para entendermos como as ferramentas da ecologia comportamental são úteis para decifrar os códigos e os resultados das relações animais-plantas, é fundamental que compreendamos seus propósitos atuais. Quando Krebs & Davies (1978) publicaram a primeira edição de seu livro “Ecologia comportamental: uma perspectiva evolutiva”, uma nova maneira de estudar o comportamento animal estava se sedimentando. Aquela era uma nova tendência empírica para a investigação do comportamento, o elemento chave era o uso da adaptação como um conceito central, o qual dava aos ecólogos comportamentais uma precisa linha mestra: avaliar como um comportamento poderia maximizar a aptidão dos indivíduos que o apresentassem em seu genoma. Estes autores enfatizaram ainda a importância de dois outros princípios: o primeiro, a necessidade de se quantificar a variação no comportamento com acuidade; o segundo, o uso da variação entre os indivíduos em testes de hipóteses adaptativas (Del-Claro 2004b, Owens 2006). Estas diretrizes nortearam os estudos da ecologia comportamental desde então. Entretanto, desde a década de 1990,

ecólogos comportamentais têm abandonado algumas áreas de seu interesse tradicional, como a teoria do forrageamento ótimo, e vêm assumindo novos desafios. Estes novos caminhos incluem o desenvolvimento de modelos adaptativos simples para investigar fenômenos biológicos complexos que começam a ser aplicados em muitas áreas fora do comportamento. Dentre elas podemos destacar análises sofisticadas que incluem modernas técnicas de genética e de computação que permitem testar o papel do comportamento na determinação de padrões de especiação e extinção em larga escala (Owens 2006). Assim sendo, a ecologia comportamental no início do século XXI se apresenta como uma ferramenta útil para a ecologia da conservação, pois nos proporciona um melhor entendimento e a possibilidade de testarmos o valor adaptativo de comportamentos exibidos por diferentes membros de uma mesma rede trófica. Este fato é essencial para a manutenção da viabilidade de comunidades naturais ainda bem preservadas (Thompson 2005).

EXEMPLOS DA IMPORTÂNCIA DO ESTUDO DO COMPORTAMENTO PARA A COMPREENSÃO CORRETA DO SIGNIFICADO DAS INTERAÇÕES ENTRE ANIMAIS E PLANTAS

A manipulação experimental é uma ferramenta básica da ecologia comportamental que objetiva o entendimento da função e do significado adaptativo de um determinado conjunto de atos (Del-Claro 2004b). As técnicas de polinização manual, emasculações e análises de crescimento de tubo polínico, aliadas à clássica observação e quantificação de comportamentos dos visitantes florais, talvez sejam dos mais claros exemplos da utilização das ferramentas etológicas adaptadas ao interesse ecológico, botânico e zoológico, no estudo das relações animais-plantas.

Como um primeiro exemplo, vamos ressaltar um estudo sobre a biologia reprodutiva da família Myrtaceae no cerrado. Torezan-Silingardi & Del-Claro (1998) notaram que a espécie *Campomanesia pubescens* era muito visitada por *Apis mellifera*, que coletava ativamente o pólen das anteras deixando-as praticamente ‘limpas’. Os grãos de pólen removidos das anteras com deiscência longitudinal eram armazenados nas corbículas das abelhas. Estes autores

notaram também que ao final do período de maior atividade de *A. mellifera*, por volta das 0730 h, outra espécie de abelha surgia no sistema, a mamangava *Eulaema nigrita*. Estas grandes abelhas nativas não removiam o pólen por raspagem como faziam as pequenas *Apis*, mas exibiam o comportamento de vibração (*buzz pollination*), tipicamente executado em anteras poricidas para a remoção dos grãos de pólen. Como explicar o que estaria ocorrendo nesta relação? Qual o papel de cada abelha no sistema?

Através das técnicas clássicas de manipulação floral, empregadas pela biologia reprodutiva de plantas, foi demonstrado que estas mirtáceas eram primariamente xenógamas, ou seja, produziam mais frutos por polinização cruzada (Torezan-Silingardi & Del-Claro 1998). Assim, dependiam da ação de polinizadores, neste caso as abelhas, para seu sucesso reprodutivo. Manipulando experimentalmente o acesso das diferentes espécies de abelhas às flores, além de utilizar a observação comportamental direta (Altmann 1974, Del-Claro 2004b), os autores concluíram que *A. mellifera* agia como um ladrão do pólen, enquanto que a abelha nativa era o polinizador efetivo da planta. De fato, com os primeiros raios de sol, as abelhas européias chegavam em grande número nas plantas, muitas vezes forçando as pétalas em botões ainda semi-abertos para remover o pólen antes mesmo que este estivesse pulverulento, apto a ser depositado sobre os estigmas florais. Adicionalmente, como as *Apis* eram incapazes de contatar os estigmas florais devido a limitações morfológicas (Figura 1A),

as flores visitadas exclusivamente por essas abelhas não formaram frutos. Por outro lado, quando *E. nigrita* chegava às plantas, uma quantidade mínima de pólen estava disponível. As anteras até mesmo já tinham perdido sua coloração esbranquiçada que sinaliza a presença dos grãos de pólen e estavam agora amareladas, pardacentas. A remoção desta pequena quantidade de pólen por raspagem das anteras parece não ser economicamente viável para as abelhas nativas em seu balanço custo/benefício. Assim sendo, *E. nigrita* produzia vibração em flores de uma espécie que não possui anteras poricidas, fazendo com que o pouco pólen restante fosse liberado rapidamente das anteras e aderisse na pelagem ventral da abelha. Ao finalizar a vibração, a abelha parava por algum tempo sobre as flores, armazenando com suas pernas o pólen coletado para a escopa. Tanto no processo de vibração quanto durante a passagem do pólen para a escopa, estas abelhas podiam contatar o estigma e efetivamente realizar a polinização (Figura 1B).

Ainda no campo das relações harmônicas entre animais e plantas podemos encontrar diversos outros exemplos, onde métodos etológicos têm sido empregados na solução de questões claramente ecológicas. Sabemos que a maioria das árvores e arbustos das florestas tropicais depende de vertebrados frugívoros, como pássaros, morcegos e macacos para a dispersão de suas sementes (Jordano 1993). Estudos sobre a dispersão de sementes têm freqüentemente recorrido a observações comportamentais, em sua maioria simples, buscando explicar apenas a forma



Figura 1. Abelhas em flores de *Campomanesia pubescens* (Myrtaceae). Abelha européia, *Apis mellifera*, coletando pólen através da raspagem das anteras, sem contatar o estigma floral (A). Abelha indígena, *Eulaema nigrita* que coleta pólen por vibração (*buzz-pollination*) nas mesmas flores (B).
Figure 1. Bees on *Campomanesia pubescens* (Myrtaceae). An European honey bee, *Apis mellifera*, collecting pollen from the anthers by scraping without touching the floral stigma (A). An indigenous bee, *Eulaema nigrita*, collecting pollen by body vibration (*buzz pollination*) (B).

de dispersão das sementes, usando algumas vezes a abordagem comportamental apenas para diferir entre predação de sementes e sua dispersão efetiva (Fleming & Estrada 1993). O uso de manipulação experimental aprimorada e de ferramentas mais modernas da análise comportamental nesta área da ecologia de interações tem ocorrido apenas mais recentemente.

Uma grande quantidade das sementes produzidas pelas plantas cai diretamente no solo, sem que seja manipulada pelos seus dispersores. Outras têm o mesmo destino, ou por acidente do agente dispersor, que as derrubam durante a manipulação, ou na tentativa de captura do fruto. Há ainda uma boa quantidade de sementes que são removidas dos frutos pelos animais e lançadas ao solo ou que passam pelo trato digestivo de vertebrados sendo depositadas com as fezes (Jordano 1993). A ecologia de populações vegetais tem mostrado que os eventos pós-dispersão são fundamentais para o destino final das sementes e para a demografia vegetal (Forget *et al.* 2005). Percebendo que frutos e sementes (diásporos carnosos) constituem uma porção expressiva da serrapilheira florestal e que formigas são organismos dominantes neste ambiente (Kaspari 1993), alguns ecólogos comportamentais têm se aventurado com muito sucesso neste universo, conseguindo decifrar os mecanismos envolvidos nas relações entre formigas e plantas zoocóricas nas florestas tropicais. Em uma série de experimentos de manipulação de frutos e observações comportamentais diretamente no campo, Oliveira (2007) mostrou que formigas podem direta ou indiretamente beneficiar as plantas através da redução de dano por fungos e aumento no sucesso da germinação das sementes. Além disso, podem dispersar as sementes para microsítios favoráveis garantindo uma maior sobrevivência para plântulas. Seriam então as formigas, sempre benéficas para as sementes e suas respectivas plantas? O que dizer das formigas ceifeiras, que não se interessam apenas pelo arilo, mas pelo grão como um todo e suas relações com as plantas?

Dentre os vários itens carregados pelas formigas para seus ninhos, como folhas, gravetos, pólen, flores, fezes de vertebrados e partes de vários artrópodes (Kugler 1984, Hölldobler & Wilson 1990, Pirk & Lopez-de-Casenave 2006), as sementes ganham importância, pois são ricas em lipídeos e proteínas e possuem elevado valor nutricional (Janzen 1971).

Em busca de sementes para consumo, armazenagem ou alimentação de larvas, as formigas ceifeiras regularmente forrageiam no chão (e raramente nas plantas) ou em defecações de frugívoros (Rico-Gray & Oliveira 2007). Apesar de tais atividades envolverem basicamente a predação de sementes, as plantas podem ser beneficiadas através da dispersão, que pode ocorrer de vários modos. As sementes coletadas, ao serem descartadas ao longo do caminho para os ninhos (Levey & Byrne 1993), podem ser abandonadas em locais favoráveis à germinação e ao crescimento (Rissing 1986). Quando interiorizadas, podem posteriormente ser descartadas em montes de esterco (Rissing 1981) ou em pilhas de itens recusados pelas formigas, onde estão protegidas do fogo e/ou de outros predadores (Levey & Byrne 1993). Finalmente, as sementes carregadas para os ninhos podem germinar e crescer após o abandono dos mesmos, especialmente se forem armazenadas em celeiros superficiais (Coffin & Lauenroth 1990). Dentre as formigas ceifeiras, *Pogonomyrmex* é o gênero que mais apresenta dados disponíveis e compreende 60 espécies encontradas nas Américas do Norte, Central e do Sul. Esse número corresponde praticamente à metade de todas as espécies do grupo conhecidas mundialmente (ver MacMahon *et al.* 2000 e referências incluídas). Apesar de sua ampla distribuição e do enorme impacto que pode ter sobre as plantas tropicais, nada é conhecido sobre o comportamento e interações com plantas e sementes para as *Pogonomyrmex* das florestas e savanas tropicais da América do Sul (Hölldobler & Wilson 1990). Assim sendo, este parece ser um interessante modelo de estudo para investigarmos os reais resultados das interações entre um grupo animal e vegetal, onde a ecologia comportamental pode ter um papel central. Como? Por exemplo, na determinação de quais espécies vegetais são transportadas e efetivamente consumidas por essas formigas, tanto a observação comportamental direta no campo quanto a escavação e transporte de ninhos para condições laboratoriais serão necessárias. Ferramentas básicas, tais como a elaboração de repertórios comportamentais (Del-Claro 2004b), permitirão conhecer o modo, o tempo e o tipo de manipulação produzida nas diferentes sementes pelas formigas. O conhecimento da estrutura do ninho possibilita avaliar a capacidade de germinação das sementes transportadas tanto para o interior da

colônia quanto para suas proximidades. Manipulações experimentais com aproximação e distanciamento de colônias podem fornecer dados interessantes sobre a ocorrência ou não de territorialidade nas colônias e o quanto isto pode interferir em um maior ou menor consumo e/ou dispersão acidental de sementes. Ferramentas da ecologia vegetal, como testes de germinação, se fazem importantes tanto na verificação da viabilidade das sementes transportadas quanto armazenadas e mesmo para o conhecimento das espécies vegetais preferencialmente utilizadas. Estas técnicas têm sido empregadas com eficiência em estudos recentes (Belchior *et al.* comunicação pessoal), resultando em dados promissores sobre o impacto de formigas ceifeiras sobre a população de algumas espécies vegetais do cerrado. Ferramentas da genética molecular, que permitam verificar o parentesco entre colônias próximas, podem ajudar na compreensão da existência ou não de territorialidade ou espaço individual simples entre as colônias, o que também pode ser relevante no entendimento do tipo de distribuição das plantas utilizadas para forrageio.

As possibilidades do uso das ferramentas da ecologia comportamental em estudos de ecologia de populações e comunidades (interações) têm se ampliado a cada dia e inclusive botânicos e entomólogos têm tomado consciência disto. Embora sejam as partes mais atraentes dos vegetais aos olhos humanos, as flores (e os botões florais) foram praticamente inexploradas até hoje do ponto de vista das interações ecológicas desarmônicas, como a herbivoria, onde a ecologia comportamental também pode fornecer uma enorme contribuição. Por exemplo, a família Malpighiaceae é muito diversa nos trópicos, apresentando espécies de arbustos, árvores e trepadeiras com grande diversidade morfológica. Torezan-Silingardi (2007) estudou os herbívoros das estruturas reprodutivas dessa família na vegetação de cerrado. Os resultados principais indicam que a diversidade de herbívoros é alta (mais de 320 espécies de insetos, principalmente Coleoptera e Lepidoptera) embora a abundância da maior parte das espécies seja baixa, como observado por Price *et al.* (1995) para os herbívoros foliares do cerrado. A diversidade de comportamentos observados para subjugar as defesas físicas (como tricomas e fibras), químicas (como compostos vegetais) ou bióticas (como a presença de formigas em plantas detentoras de nectários extraflorais) de algumas malpighiáceas

foi surpreendente. Há espécies de besouros (Curculionidae) que se alimentam e completam todo seu desenvolvimento dentro de botões florais. Viver dentro de um tecido vegetal pode representar não somente proteção contra restrições físicas do cerrado, como ventos, chuvas ou o ar tipicamente quente e seco na maior parte do ano, mas também proteção contra a predação por vespas e formigas, ou o ataque de micro-himenópteros parasitóides. Lagartas de lepidópteros Lycaenidae assumem a coloração e o aspecto dos botões florais dos quais se alimentam, ficando camufladas contra predadores visualmente orientados, como aves insetívoras (Figura 2A e B). Além disto, se beneficiam da presença de formigas em plantas com nectários extra-florais, atraindo e alimentando estas formigas que a protegem contra a ação de outros inimigos naturais, como aranhas, vespas e parasitóides. Adicionalmente, em seus estudos Torezan-Silingardi (2007) investigou a interferência das formigas sobre a polinização das plantas. As espécies de Malpighiaceae estudadas foram visitadas por 14 a 23 espécies de formigas e duas (2) a 41 espécies de abelhas, principalmente das tribos Centridini (*Centris* e *Epicharis*) e Tapinotaspidini (*Paratetrapedia*). Os resultados das análises comportamentais nestas interações sugerem que as formigas podem visitar não apenas os nectários extraflorais, mas também os homópteros membracídeos presentes nas inflorescências das Malpighiaceae. Del-Claro (1998) mostrou que as formigas podem reduzir o impacto de herbívoros foliares e alguns florais nessas plantas, sendo, portanto, uma relação positiva para a planta e seus visitantes. Porém, tendo em vista o comportamento agressivo e o hábito carnívoro das formigas, somado à sua presença próxima das flores, qual seria seu impacto sobre os polinizadores das Malpighiaceae do cerrado?

Em geral, a despeito da abundância de mutualismos entre animais e plantas (na maioria facultativos), a maior parte dos estudos considera as relações tróficas até seu terceiro nível. A influência de outras espécies e outros níveis tróficos sobre os mutualismos tem recebido pouca atenção, particularmente quando comparada com outros tipos de interações (Bronstein & Barbosa 2002). Portanto, o impacto do comportamento de formigas e dos demais predadores de herbívoros florais sobre os polinizadores é praticamente desconhecido, tanto nas regiões tropicais quanto temperadas. Mesmo a ação de parasitóides

sobre herbívoros florais, o que pode indiretamente beneficiar os polinizadores, é pouco discutida. O besouro *Chlamisus minax*, um Chrysomelidae, é capaz de devorar praticamente todos os botões florais de *Heteropterys pteropetala* (Malpighiaceae, Figura 2C), sem ser incomodado pelas formigas que visitam os nectários extraflorais dessa planta (Réu & Del-Claro 2005). As larvas desse besouro mantêm a cápsula do ovo sobre seu abdome e conforme se alimentam dos tecidos florais vão acumulando bolotas de fezes que compõem uma estrutura no formato de um capuz que as protegem das formigas. Os únicos inimigos naturais capazes de vencer essas defesas comportamentais das larvas parecem ser parasitóides que perfuram o capuz de fezes e introduzem seus ovos no corpo das lagartas. O impacto do comportamento dessas lagartas sobre o potencial reprodutivo das plantas é significativo, mas a importância dos parasitóides e seu reflexo indireto sobre a rede trófica ainda permanecem inexplorados (Réu & Del-Claro 2005).

Outro exemplo de como a acuidade na observação comportamental é primordial para nosso entendimento dos resultados das interações animais-plantas é o caso dos tripes, pequenos insetos praticamente desconhecidos do público geral, mas que exibem hábitos variados e ocupam uma vasta gama de habitats, podendo ser facilmente encontrados em flores, folhas e ramos apesar de seu pequeno tamanho (Mound 1996). Thysanópteros são insetos fitófagos, micófagos ou predadores e no Brasil são conhecidas cerca de 520 espécies de tripes, distribuídas em 139 gêneros e seis famílias, compreendendo 10% da fauna mundial (Mound 2005). Algumas espécies são reconhecidamente pragas em vários agroecossistemas economicamente importantes, devido à herbivoria e à transmissão de vírus. Tripes também exibem outras interações ecológicas como predação, ectoparasitismo, mimetismo e formação de galhas (Mound 2005). Muitas espécies de tripes que vivem em flores se alimentam de pólen ou raspam a superfície das estruturas da flor. Seria fácil pensar nessas associações como uma simples herbivoria, porém, adultos podem ser observados freqüentemente carregando pólen em seus corpos e voando ativamente entre flores (Annand 1926). Não há dúvida de que tripes transportam pólen entre plantas, mas a demonstração da significância destes pequenos insetos na polinização raramente tem sido feita de forma inequívoca e utilizando as ferra-

mentas etológicas e da biologia vegetal de forma apropriada (Mound & Terry 2001). Apesar das queixas de Charles Darwin de que tripes interferiam em seus experimentos de polinização, sabe-se hoje que estes insetos podem atuar como polinizadores principais ou secundários de várias espécies de plantas (Mound 2005). Entretanto, a maioria dos tripes realmente danifica suas plantas hospedeiras. Quando no interior de flores do cerrado (Figura 2D) eles podem ser devastadores para a reprodução vegetal e ao mesmo tempo presas fáceis de muitas espécies de formigas e aranhas (Del-Claro *et al.* 1997).

O COMPORTAMENTO ANIMAL COMO FERRAMENTA BÁSICA NA COMPREENSÃO DA BIODIVERSIDADE DAS INTERAÇÕES ANIMAIS E PLANTAS

Como compreender os resultados reais das interações animais e plantas, ou seja, quais são as forças que controlam esses sistemas? Como a variação no tempo e no espaço afeta essas forças ecológicas que atuam em relações mutualísticas (denominadas “mutualismo condicional”, *sensu* Herre *et al.* 1999)? Como esses processos variam em escala local e regional? Essas são hoje questões centrais na ecologia de interações animais e plantas, cujas respostas têm impacto direto sobre a conservação da biodiversidade em comunidades naturais. Assim sendo, fica claro que as relações envolvendo animais e plantas são importantes modelos para o estudo de mutualismos condicionais (Bronstein & Barbosa 2002) e que o uso de todas as ferramentas modernas da ecologia comportamental, genética molecular, ferramentas estatísticas e computacionais, podem e devem ser usados (Owens 2006). Del-Claro & Oliveira (2000) exemplificaram isto para a vegetação de cerrado, demonstrando a clara importância de uma abordagem comportamental e do uso de manipulação experimental nesses estudos. Estes autores mostraram que relações multitróficas animais-plantas (planta-formigas-herbívoros) em sistemas naturais, podem variar dependendo do clima, da variação temporal, além de características comportamentais específicas dos organismos envolvidos. Mostram ainda que esses sistemas não estão isolados e que podem afetar e ser afetados pelos outros à sua volta. A biodiversidade deve ser vista e avaliada de modo a também contemplar

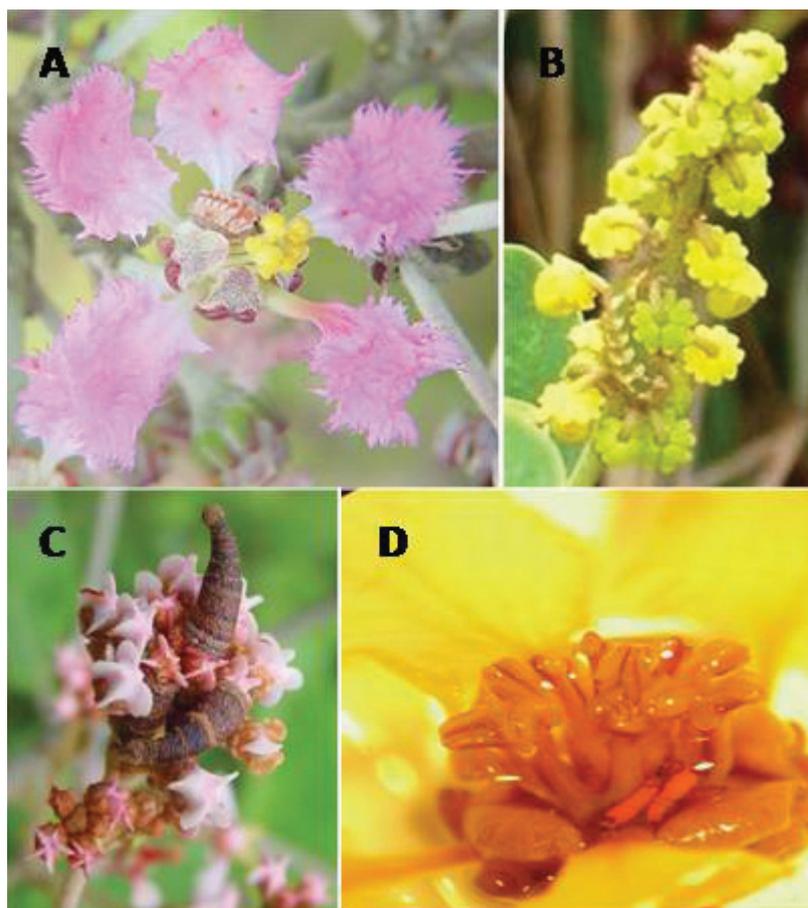


Figura 2. Herbívoros de flores e botões florais do cerrado. A e B - Lagartas de borboletas Lycaenidae (camufladas), devorando partes florais (florivoria) de *Banisteriopsis campestris* (A) e *Byrsonima intermedia* (B). C- Besouros (*Chlamisus minax*; Chlamisinae) atacando botões florais de *Heteropterys pteropetala*. D - Tripes (Phlaeothripidae) sugando a base de estruturas reprodutivas de *Banisteriopsis laevifolia*.

Figure 2. Herbivorous insects on flowers and flower buds of the Brazilian cerrado. A and B – Lycaenidae caterpillars camouflaged over *Banisteriopsis campestris* flowers while feeding on flower parts (A) and also on *Byrsonima intermedia* flowers (B). *Chlamisus minax* beetles (Chlamisinae) feeding in flower buds of *Heteropterys pteropetala*. D – Thrips (Phlaeothripidae) feeding from the base of reproductive structures on *Banisteriopsis laevifolia*.

a riqueza inerente das interações entre animais e plantas, incluindo o papel ecológico das espécies, os tipos de interações e seus resultados, a estrutura trófica da teia, pressão de seleção, heterogeneidade de habitat e variação geográfica (Figura 3, Oliveira & Del-Claro 2005).

Vejamos um exemplo final, os “engenheiros dos ecossistemas”. Insetos que se alimentam de plantas e constroem abrigos sobre essas plantas, como folhas enroladas (Figura 4) ou aderidas umas as outras, fazem isso por diversas razões: conseguem abrigo contra predadores e parasitóides; para reduzir o impacto da ação de fatores abióticos negativos, como dessecação pelo sol ou vento; e diminuem as defesas químicas nas folhas onde se alimentam, dentre outros (veja Lill & Marquis 2007, para uma revisão). De fato, esses insetos são considerados “engenheiros dos

ecossistemas”, pois seu comportamento modifica as características estruturais do ambiente (plantas no caso), criando novos micro-habitats, que permitem um aumento rápido e vigoroso da diversidade e abundância de outros artrópodes que vêm se utilizar desses abrigos, tais como formigas, aranhas, besouros, e hemípteros (Lill & Marquis 2007). As possibilidades de estudo nesses sistemas são imensas, pois o comportamento de construir abrigos com folhas permite uma ampla gama de manipulações experimentais. Possibilita testar, por exemplo, se o comportamento de criar abrigos foliares: realmente reduz a predação e o parasitismo sobre as lagartas; diminui a concentração de defesas químicas nas folhas que serão comidas; provoca aumento significativo na diversidade e abundância de artrópodes sobre as plantas; amplia a rede de conectividade neste

sistema multitrófico (Figura 3). Mais interessante ainda, por ser um sistema comum, com ocorrência em vários biomas distintos, tanto tropicais quanto temperados, esse modelo permite avaliar o quanto podem ser condicionais os resultados das interações entre animais e plantas dependendo de variação sazonal e espacial. A análise em distintos gradientes geográficos pode também revelar se essas relações animais-plantas são filogeneticamente conservativas, ou seja, o grau de modificação na diversidade de espécies interagindo e a semelhança taxonômica entre os grupos. A variação na diversidade poderia interferir nos resultados finais das relações ecológicas

estabelecidas (Thompson 2005). Estudos como esses envolvem uma enorme multidisciplinaridade, pois usam ferramentas da geografia, geologia, botânica, zoologia, genética, estatística e ecologia. Entretanto, revelam o quão importantes são os estudos de história natural e comportamento animal.

A ecologia comportamental é hoje uma tendência agregadora que, a partir de exemplos simples e do estudo do comportamento, busca indicar diretrizes consistentes para a manutenção de comunidades ecológicas viáveis, ou seja, ainda com chances de terem sua biodiversidade de interações preservada.

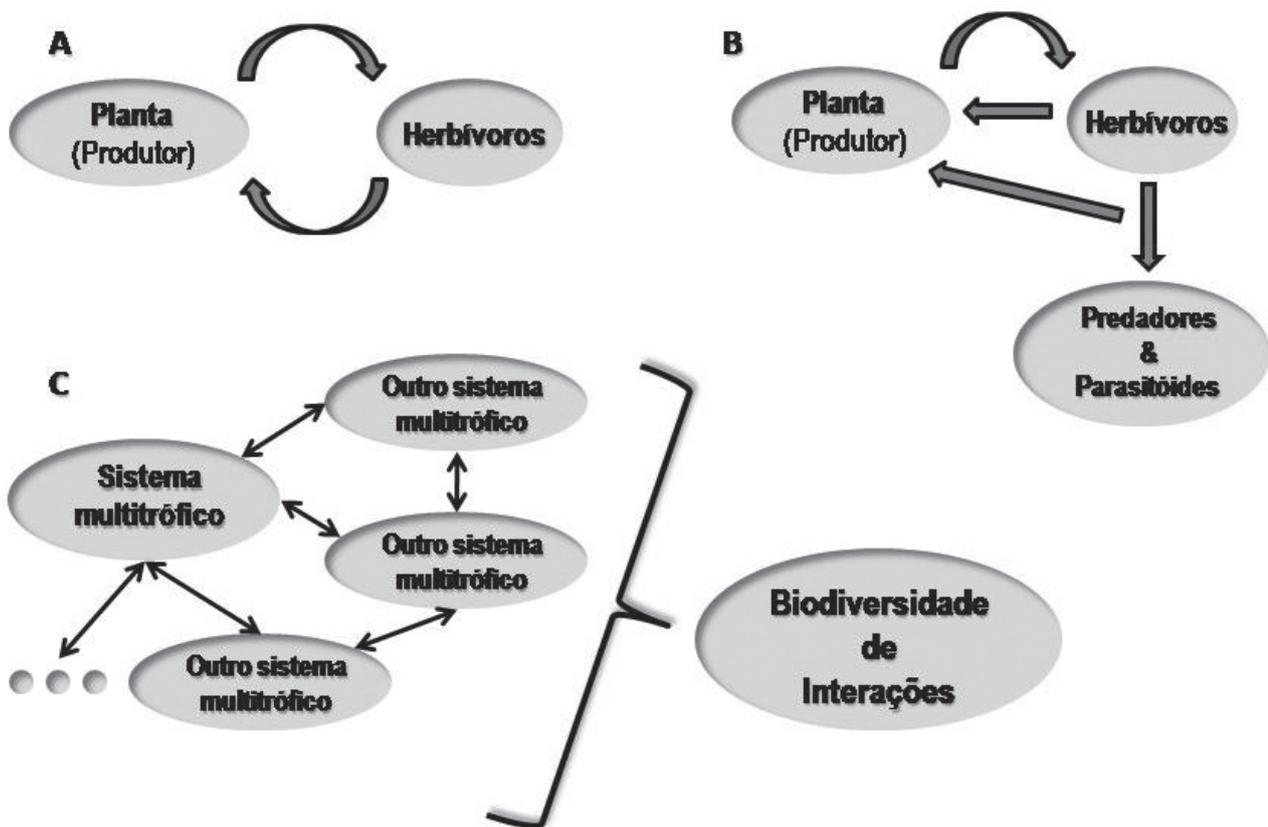


Figura 3. A – Relações iniciais em um sistema trófico comum em interações animais-plantas; onde o produtor afeta os seus consumidores seja por seu valor nutricional ou defesas contra a ação de herbívoros, seja por oferecer ou reduzir as chances de ocorrência de microhabitats. B – Numa visão mais ampla notamos que as forças topo-base (predadores e parasitoides), sempre presentes, irão afetar as relações inicialmente observadas (em A), podendo ter impacto até mesmo sobre as defesas induzidas das plantas contra a ação de herbívoros. C – Em uma perspectiva mais realista admite-se que cada sistema multitrófico pontual (como em B) afeta e é afetado por outros sistemas em seu habitat, caracterizando uma rede de interações que pode contar com maior ou menor conectividade, ao que se convencionou chamar de “biodiversidade interativa”. Em cada uma das conexões (setas), a compreensão da função do comportamento dos animais relacionados é fundamental para que possamos entender o resultado final (valor adaptativo) das interações sobre cada agente conectado.

Figure 3. Initial relationships in a typical food web between plants and animals. The producers affect the consumers by nutritional value or by adopted defenses against herbivores, while offering or preempting microhabitats. B – From a more general standpoint, it can be noticed that top-bottom forces (predators and parasitoids) are always present and will influence the initial relationships (presented in A) with possible impacts over plant defenses against herbivores. C – From a realistic standpoint, one can presume that each punctual multitrophic system (like B) directly affects or is affected by other systems in the same habitat, thus structuring a web of interactions which may present greater or lesser degree of connectivity, referred to as ‘interaction biodiversity’. In each connection (represented by arrows) understanding the behaviors of animal participants is crucial to understanding the final outcome (adaptive value) of each interaction over the connected agents.

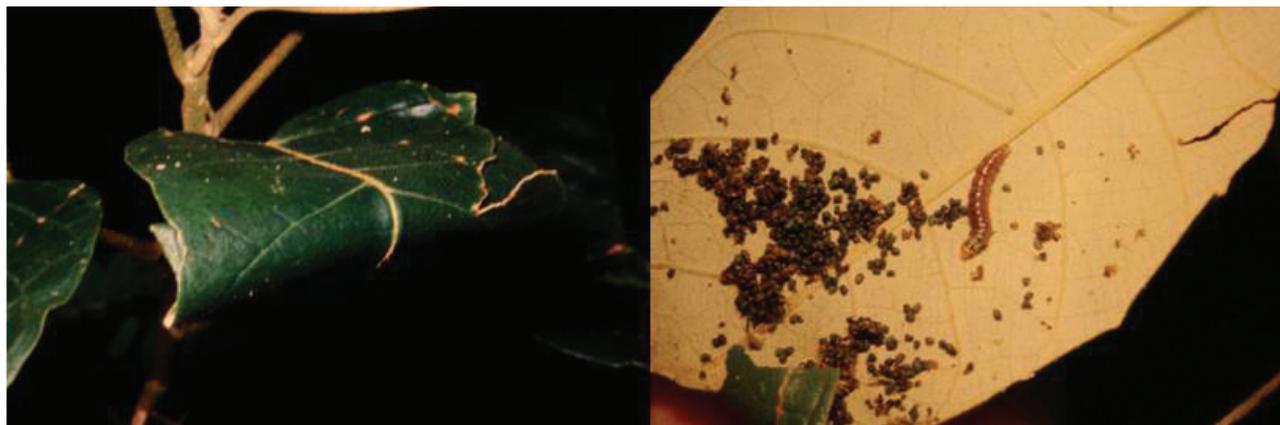


Figura 4. Lagarta de Lepidoptera (Oecophoridae) que enrola folhas de *Croton* (Euphorbiaceae) para se alimentar e proteger. Exemplo de “engenheiro de ecossistemas”.

Figure 4. An Oecophoridan caterpillar that rolls leaves of *Croton* (Euphorbiaceae) for protection and food: an example of an ecosystems engineer.

AGRADECIMENTOS: Os autores agradecem a Maria Alice S. Alves, Regina H.F. Macedo, Erlí S. Costa e Natalie Freret-Meurer pelo convite para escrever este artigo. K. Del-Claro agradece apoio financeiro do CNPq (PQ) e Fapemig. H.M. Torezan-Silingardi é bolsista Pós-doutorado Jr-Fapemig. C. Belchior e E. Alves-Silva são bolsistas Capes, mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Universidade Federal de Uberlândia.

REFERÊNCIAS

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*, 49: 227-267.
- ANNAND, P.N. 1926. Thysanoptera and the pollination of flowers. *The American Naturalist*, 60: 177-182.
- BRONSTEIN, J.L. & BARBOSA, P. 2002. Multitrophic/multispecies mutualistic interactions: the role of non-mutualists in shaping and mediating mutualisms. Pp. 44-66. In: T. Tschamntke & B.A. Hawkins (eds.). *Multitrophic Level Interactions*. Cambridge, Cambridge University Press. 587p.
- COFFIN, D.P. & LAUENROTH, W.K. 1990. Vegetation associated with nest sites of western harvester ants (*Pogonomyrmex occidentalis* Cresson) in a semiarid grassland. *American Midland Naturalist*, 123: 226-235.
- DEL-CLARO, K. 1998. A importância do comportamento de formigas em interações: Formigas e tripses em *Peixotoa tomentosa* (Malpighiaceae), no cerrado. *Revista de Etologia*, 1: 3-10.
- DEL-CLARO, K. 2004a. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology*, 33: 665-672.
- DEL-CLARO, K. 2004b. *Comportamento Animal: uma introdução à ecologia comportamental*. Ed. E Livraria Conceito, Jundiá. 132p.
- DEL-CLARO, K. & OLIVEIRA, P.S. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia*, 124: 156-165.
- DEL-CLARO, K.; MARULLO, R. & MOUND, L.A. 1997. A new species of *Heterothrips* (Thysanoptera) from Brazilian cerrados and its interactions with ants. *Journal of Natural History*, 31: 1307-1312.
- FLEMING, T.H. & ESTRADA, A. 1993. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Press, Dordrecht. 416p.
- FORGET, P.-M.; LAMBERT, J.E.; HULME, P.E. & VANDER WALL, S.B. 2005. *Seed fate: predation and secondary dispersal*. CABI Publishing, Wallingford. 426p.
- HERRE, E.A.; KNOWLTON, M.; MUELLER, U.G. & REHNER, S.A. 1999. The evolution of mutualism: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends in Ecology and Systematics*, 14: 49-51.
- HERRERA, C.M. & PELLMYR, O. 2002. *Plant Animal Interactions*. Blackwell Science Ltd, Oxford. 313p.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990. *The ants*. Cambridge, Harvard University Press. 732p.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 465-492.
- JORDANO, P. 1993. Fruits and frugivory. Pp. 105-156. In: M. Feener (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford: CABI International. 484p.
- KASPARI, M. 1993. Removal of seeds from neotropical frugivore feces: ants response to seed number. *Oecologia*, 95: 81-88.

- KUGLER, C. 1984. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: foraging and competition. *Biotropica*, 16: 227-234.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. 1978. *Behavioral Ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Press, Oxford, 484p.
- LEVEY, D.J. & BYRNE, M.M. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology*, 74: 1802-1812.
- LILL, J.T. & MARQUIS, R. 2007. Microhabitat manipulation: ecosystem engineering by shelter building insects. Pp. 107-138. In: K.M.D. Cuddington, J.E. Byers, A. Hastings, & W.G. Wilson (eds.). *Ecosystem engineers: concepts, theory, and applications in ecology*, Elsevier Press. San Diego, CA. 432p.
- MACMAHON, J.A.; MULL, J.F. & CRIST, T.O. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 265-291.
- MOUND, L.A. & MARULLO, R. 1996. *The thrips from Central and South America: an introduction (Insecta: Thysanoptera)*. Florida: Associated Publishers. 487p.
- MOUND, L.A. 2005. Thysanoptera: diversity and interactions. *Annual Review of Entomology*, 50: 247-269.
- MOUND, L.A. & TERRY, I. 2001. Thrips pollination of the central Australian cycad, *Macrozamia macdonnellii* (Cycadales). *International Journal of Plant Sciences*, 162: 147-154.
- OLIVEIRA, P.S. 2007. Interações entre formigas e frutos carnosos: efeito na biologia de sementes e plântulas. Pp. 266-284. In: E.F. Vilela, I.A.S. Santos, J.H. Schoereder, J.E. Serrão, L.A.O. Campos & J. Lino-Neto (eds.). *Insetos sociais, da biologia à aplicação*. Editora UFV, Viçosa. 442p.
- OLIVEIRA, P.S. & DEL-CLARO, K. 2005. Multitrophic interactions in the Brazilian savanna: Ant-homopteran systems, associated insect herbivores, and host plant. Pp. 414-438. In: D. Burslem, M. Pinard & S. Hartley (eds.). *Biotic Interaction in the Tropics*, Cambridge University Press, British Ecological Society, London. 564p.
- OWENS, I.P.F. 2006. Where is behavioural ecology going? *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 356-361.
- PIRK, G.I. & LOPEZ DE CASENAVE, J. 2006. Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rastratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Insectes sociaux*, 53: 119-125.
- PRICE, P.W. 2002a. Species interactions and the evolution of biodiversity. Pp. 3-25. In: C.M. Herrera & O. Pellmyr (eds.). *Plant Animal Interactions*, Blackwell Science Ltd, Oxford. 313p.
- PRICE, P.W. 2002b. *Macroevolutionary Theory on Macroecological Patterns*. Cambridge University Press, Cambridge. 291p.
- PRICE, P.W.; DINIZ, I.R.; MORAIS, H.C. & MARQUES, E.S.A. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: High local richness of rare species. *Biotropica*, 27: 468-478.
- REGAL, P.J. 1977. Ecology and evolution of flowering plants dominance. *Science*, 196: 622-629.
- RÉU, W.F. & DEL-CLARO, K. 2005. Natural history and biology of *Chlamisus minax* Lacordaire (Chrysomelidae; Chlamisinae). *Neotropical Entomology*, 34(3): 357-362.
- RICO-GRAY, V. & OLIVEIRA, P.S. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. Chicago, The University of Chicago Press. 331pp.
- RISSING, S.W. 1981. Foraging specializations of individual seed harvester ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9: 149-152.
- RISSING, S.W. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia*, 68: 231-234.
- STRONG, D.R.Jr.; LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, T.R.E. 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 313pp.
- THOMPSON, J.N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. Chicago Univ. Press, Chicago. 443p.
- TOREZAN-SILINGARDI, H.M. 2007. A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação das espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. *Tese de Doutorado*. USP, FFCLRP, Ribeirão Preto. 172p.
- TOREZAN-SILINGARDI, H.M. & DEL-CLARO, K. 1998. Behavior of visitors and reproductive biology of *Campomanesia pubescens* (Myrtaceae) in cerrado vegetation. *Ciência e Cultura*, 50: 280-283.

Submetido em 15/09/2008.

Aceito em 26/11/2008.