OECOLOGIA BRASILIENSIS
Lewinsohn, T. M. & Vasconcellos-Neto, J. 2000. Como insetos sabotam defesas de plantas: o caso do látex. pp. 281-298. In Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos.* Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

COMO INSETOS SABOTAM DEFESAS DE PLANTAS: O CASO DO LÁTEX

THOMAS M. LEWINSOHN & JOÃO VASCONCELLOS-NETO

Resumo

Entre as defesas de plantas contra herbívoros, o látex tem papel destacado. Além de maneiras bioquímicas de superar estas defesas, em diversos grupos de insetos surgiram maneiras de evitar seus efeitos através de comportamentos de sabotagem. Neste trabalho, fazemos uma revisão dos modos conhecidos de sabotagem, discutindo algumas de suas implicações ecológicas e evolutivas.

Abstract

Among other modes of plant defense against herbivory, latex stands out as particularly effective and successful. Herbivores have evolved not only biochemical ways of overcoming this barrier, but also several forms of sabotaging it only by behavioral means. In this paper we present a brief overview of known modes of sabotaging behavior and discuss some of its ecological and evolutionary implications.

Introdução

Desde que se descobriu que plantas têm defesas contra animais que tentam comê-las e contra patógenos que as infeccionam, suas defesas químicas têm provocado grande interesse. Uma vez reveladas as possíveis funções defensivas das chamadas substâncias secundárias, proliferaram estudos descritivos e experimentais que rapidamente desenharam os contornos da Ecologia Química (Brower, 1969). A investigação de defesas de plantas contra herbívoros concentrou-se, assim, no estudo da produção de substâncias repelentes e/ou tóxicas pelas plantas e, pelo lado dos animais, no estudo das maneiras de detoxificar estas substâncias ou de seqüestrá-las (isolá-las em uma parte do corpo onde não exerçam efeito tóxico).

Com esta ênfase nos aspectos estritamente químicos da interação planta-herbívoro, deu-se menos atenção a dois outros aspectos: primeiro, os tecidos vegetais e o próprio material nas quais estas substâncias se encontram; segundo, o comportamento alimentar dos insetos, capaz de alterar sensivelmente o efeito das substâncias sobre indivíduos ou populações dos herbívoros.

Na investigação do látex e resinas como defesa vegetal, foi examinada exaustivamente a química de substâncias secundárias produzidas por plantas latescentes, descrevendo as próprias substâncias e as rotas bioquímicas de sua produção. Alguns estudos examinaram também o acúmulo destas substâncias em diferentes órgãos da planta (inclusive no látex; por exemplo Seiber *et al.*, 1982; Brower *et al.*, 1984). Por outro lado, foram estudados os efeitos destas substâncias em diferentes herbívoros, dando especial atenção a herbívoros especialistas capazes de detoxificar ou seqüestrar tais substâncias. Neste último caso, investigou-se também o efeito repelente ou tóxico que as substâncias estocadas (ou transformadas) pelos herbívoros têm sobre seus próprios inimigos naturais. Uma questão especialmente intrigante, na evolução de tais relações, é a reversão de função das substâncias secundárias que, de defesa da planta, foram apropriadas por seus inimigos para sua própria defesa (Brower & Brower, 1964).

O sistema *Asclepias* spp. (planta latescente) - *Danaus plexippus* (borboleta monarca, herbívoro) - *Cyanocitta cristata* (gralha, predador) tornou-se um modelo para estudos de substâncias defensivas aproveitadas por um herbívoro para tornar-se impalatável a seus predadores. Dezenas de trabalhos foram publicados sobre este sistema (v. por exemplo Brower & Brower, 1964; Brower, 1984). No entanto, poucos pesquisadores se detiveram no comportamento alimentar das larvas nas plantas e, na verdade, em grande parte estes estudos foram realizados em lagartas alimentadas com folhas cortadas e por vezes conservadas em congelador (Dixon *et al.*, 1978; Steve Malcolm, comunicação pessoal), sem oportunidade dos insetos manifestarem muitos dos modos de comportamento de que trataremos adiante.

Nosso interesse em plantas latescentes e seus herbívoros começou quando um de nós (TML) notou adultos de um coleóptero crisomelídeo, *Eumol-*

pus opacus, perfurando folhas de uma trepadeira asclepiadácea latescente (*Oxypetalum appendiculatum*) e, em outros momentos, comendo porções de folhas perfuradas com marcas de látex seco. A explicação mais simples para este comportamento parecia ser que os besouros estariam reduzindo a quantidade de látex que ingeriam através do pré-processamento de seu alimento. Esta interpretação, caso correta, ofereceria uma alternativa diferente para lidar com defesas de plantas, além da detoxificação ou seqüestro.

Uma série de experimentos e observações de campo serviram para demonstrar, primeiro, que a seqüência comportamental de perfurar folhas e depois alimentar-se delas não era casual. Em segundo lugar, verificamos que as perfurações eram realizadas pelo besouro especificamente para reduzir o látex na área foliar que pretendia comer; por fim, a comparação de cortes apicais em folhas intactas e em folhas perfuradas pelos besouros mostrou que a perfuração prévia resultava em forte redução no fluxo de látex.

Desde estas observações iniciais, em 1979 (Lewinsohn & Vasconcellos, 1980) registramos outros insetos alimentando-se em plantas latescentes de diversas famílias, e que apresentavam uma variedade de comportamentos de alimentação (Lewinsohn & Vasconcellos, 1985a, 1985b). Outros estudos descreveram insetos que apresentavam comportamento semelhante ou equivalente em plantas laticíferas ou resiníferas (por exemplo, Brewer, 1977; Compton, 1987, 1989; Dussourd & Eisner, 1987; Dussourd & Denno, 1991; Dussourd, 1992). No presente trabalho, resumimos as diferentes maneiras para lidar com esta barreira defensiva que conhecemos até o presente.

Látex em plantas

Látex (que significa "fluido", em latim) é uma suspensão ou emulsão aquosa de substâncias químicas variadas, produzida por células especializadas. O que distingue o látex de outras secreções, tais como gomas ou resinas, não é sua composição química. Gomas ou resinas são secretadas em espaços intercelulares ou contidas em vasos mortos. O látex, por outro lado, é produzido e mantido em laticíferos, células secretoras vivas e ativas, capazes de crescimento, divisão, e capazes também de regular a quantidade e composição química do látex que contêm (Esau, 1965; Fahn, 1979). Potencialmente, portanto, o látex é um sistema de defesa mais dinâmico do que gomas e resinas que, uma vez produzidas e secretadas nas estruturas destinadas a contê-las, não sofrem o mesmo controle por parte das plantas.

Os vasos laticíferos podem ser simples ou articulados. Os laticíferos simples são células individuais que se alongam, enquanto que os articulados resultam da fusão de uma série de células através da perda das paredes que separam suas extremidades. Os laticíferos também podem ser lineares ou formarem

redes, seja por ramificação dos laticíferos simples, seja por anastomose de laticíferos articulados (Esau, 1965; Metcalfe, 1983). Desta forma, em algumas plantas o látex está contido em tubos independentes, enquanto que outras possuem um sistema interconectado cuja ruptura em qualquer ponto pode mobilizar o látex da planta inteira.

A distribuição de laticíferos nas plantas é tão diversificada como sua composição (Fahn, 1979, 1990; Metcalfe, 1983). Geralmente acompanham o floema em caules, raízes e pecíolos e ocasionalmente enfeixam também os raios do xilema. Em alguns grupos de plantas os laticíferos interligam-se com estruturas interpretadas como idioblastos excretores ou secretores. Nas folhas acompanham comumente as nervuras principais e secundárias. Em alguns grupos, os laticíferos ocorrem somente nas nervuras, mas em outros casos, o mesófilo e mesmos a epiderme podem conter uma densa rede de laticíferos muito finos, de modo que uma lesão em qualquer ponto do limbo ou dos ramos resulta num fluxo imediato de látex.

O látex tem aparência bastante variável: geralmente é leitoso mas pode ser incolor, marrom ou alaranjado. Entre os diversos compostos secundários contidos no látex são mais comuns os terpenos, carbohidratos nos quais se incluem resinas, óleos essenciais e, especialmente, a borracha (C5H8), um componente importante do látex de vários grupos de plantas e principal base para exploração econômica destas substâncias. Além de terpenos, muitas outras substâncias podem ocorrer em látex, como por exemplo alcalóides, ceras, proteínas, enzimas proteolíticas, cristais, taninos ou amido (Esau, 1965; Fahn, 1979, Metcalfe, 1983).

O perfil das substâncias secundárias de plantas latescentes foi estudado intensivamente, mas relativamente poucos estudos examinaram sua composição no látex propriamente dito. Seiber *et al.* (1982) demonstraram que espécies de *Asclepias* com alta concentração de cardenolidas tendem a ter significativamente maior quantidade destes alcalóides no látex que em folhas e caules e que, além disto, as cardenolidas mais comuns no látex são mais estáveis que as que prevalecem na folha. Assim, há diferenças qualitativas e quantitativas importantes entre o conteúdo químico do látex e de outros tecidos vegetais. Dada a natureza dinâmica do látex, não surpreende que haja variação acentuada em sua composição entre indivíduos, estações do ano e conforme a fenologia da planta (v. por exemplo Nelson *et al.*, 1981).

Muitas das substâncias contidas no látex são instáveis. A partir do momento em que um laticífero é rompido, normalmente o látex exsuda sob pressão e, uma vez exposto ao ar, é comum o seu aumento de viscosidade e densidade, terminando em sua solidificação.

Até o final da década de 50, muitos bioquímicos e fisiólogos vegetais não encontravam função para um grande número de substâncias produzidas por

plantas mas que não participavam do seu metabolismo de subsistência. Estas substâncias, por isto mesmo chamadas de "secundárias", chegaram a ser chamadas de "lixo metabólico": subprodutos tóxicos do metabolismo das quais as plantas seriam incapazes de se desfazer (Swain, 1977, revê a história destas hipóteses). Hoje, no entanto, é consenso que substâncias secundárias têm principalmente uma função protetora para as plantas que as produzem. O látex, em especial, é tido como uma defesa tanto contra herbívoros como infecções microbianas (Esau, 1965; Crawley, 1983). Além de defesa contra herbívoros, a coagulação do látex tem um efeito cicatrizante, promovendo uma barreira contra infecções microbianas, as quais também podem também ser dificultadas por propriedades antibióticas de diversos componentes.

Ocorrência taxonômica e geográfica em plantas

Espécies latescentes ocorrem em diferentes grupos de plantas superiores, especialmente entre as dicotiledôneas. Na literatura clássica (como Esau, 1965) encontrava-se comumente a estimativa de um total de 12.500 espécies de plantas latescentes, mas revisões mais recentes superam 20.500 espécies (Lewinsohn, 1991). A maioria delas pertence a um número restrito de famílias. Algumas destas famílias têm os laticíferos como um caráter diagnóstico, como é o caso de Sapotaceae, Moraceae, Apocynaceae e Asclepiadaceae. Em outras famílias importantes a ocorrência de laticíferos é restrita a determinadas subdivisões, como é o caso das Asteraceae e Euphorbiaceae.

O látex é especialmente prevalecente na região tropical (Lewinsohn, 1991). Tanto em número como em proporção, há mais famílias e espécies de plantas latescentes nesta região que em regiões temperadas onde, por outro lado, espécies resiníferas são mais freqüentes.

Como insetos lidam com látex

Há três maneiras gerais por meio das quais animais herbívoros podem lidar com defesas de plantas:

Evitar: herbívoros podem evitar uma defesa selecionando, por exemplo, tecidos ou órgãos em que ela não está presente ou ativa.

Tolerar: a capacidade de ter contato ou ingerir uma substância defensiva sem sofrer conseqüências. Algumas defesas químicas têm efeito sobre determinados grupos de herbívoros, mas outros não são afetados.

Desarmar: Uma defesa pode ser desarmada através de uma rota metabólica ou de um comportamento especializado que a tornem inócua para o herbívoro.

Apesar de haver uma multiplicidade de variações e combinações destas estratégias básicas, qualquer adaptação fisiológica, bioquímica, ou comportamental para lidar com defesas fitoquímicas pode ser incluída nestas alternativas.

Entre os insetos que evitam contato com o látex podemos incluir afídios, como *Aphis nerii*, capaz de inserir seu rostro em espaços intercelulares até atingir as células do floema de que se alimenta por sucção (Botha *et al.*, 1972). Alguns gafanhotos evitam maior contato com látex com mordidas rápidas partes intactas da margem da folha; antes que o fluxo aumente, o inseto escolhe outro local intacto para alimentação (Steven Compton, observações não publicadas). Determinados minadores conseguem direcionar a expansão de suas galerias sem terem contato com laticíferos (T. Lewinsohn, observações inéditas).

Há muitas espécies de insetos que aparentemente toleram contato com látex sem efeitos adversos (Compton, 1989; Dussourd & Denno, 1991; nossas observações). Observações mais detalhadas são necessárias para confirmar se estes insetos são efetivamente tolerantes ou se selecionam porções ou tecidos com pouca vascularização de laticíferos. Um caso extremo é o apresentado por Dixon *et al.* (1978), que ilustram uma lagarta de *Danaus plexippus* "bebendo látex de uma ferida na planta". Esta questão será retomada mais adiante.

Nosso interesse é voltado para a terceira alternativa, com especial atenção a comportamentos especializados de insetos para desarmar os efeitos do látex, e que serão tratados em maior detalhe no restante deste trabalho.

Comportamentos de sabotagem

Diversos comportamentos de manipulação de plantas para escapar à ação do látex têm sido relatados na literatura. A nomenclatura para tais comportamentos ainda não está completamente assentada. Táticas específicas para lidar com látex têm sido designadas com nomes diversos, de acordo com a descrição que cada autor considerou mais evocativa. A designação genérica de comportamentos para superar tais defesas tem sido de desativação ("deactivation", Dussourd & Denno, 1991) ou sabotagem (*"sabotage"*, Compton 1987), que é a que também adotamos.

Sangramento dos laticíferos

Diversos insetos perfuram com as mandíbulas o pecíolo ou nervuras de folhas até lancetar os laticíferos (Fig. 1c). Geralmente, são feitos diversos furos (Fig. 1d), promovendo a drenagem do látex de boa parte da folha na área das punções. Conforme a quantidade e pressão do látex, ele pode escorrer lentamente ou gotejar em grande volume. As perfurações geralmente são

realizadas em seqüência rápida, com o inseto posicionando-se sobre a nervura e perfurando-a em intervalos muito curtos, recuando quase continuamente, de modo a afastar-se sempre do látex que imediatamente flui dos furos. Após a perfuração, os insetos alimentam-se de porções da folha sempre distais aos pontos de drenagem.

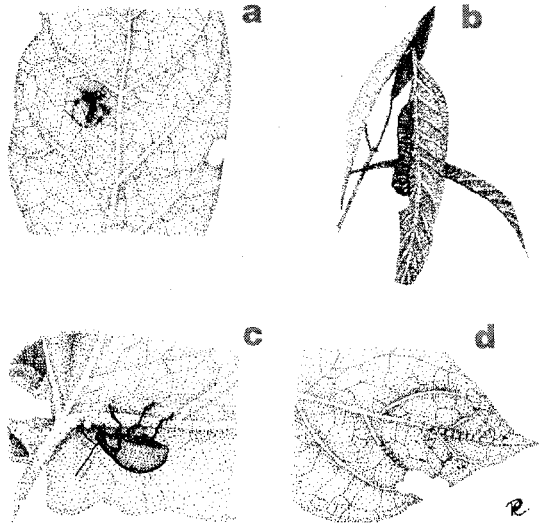

Fig. 1. (a) Larva do ninfalídeo *Danaus* erippus comendo folha de *Oxypetalum appendiculatum* (Asclepiadaceae). A larva delimitou uma área da folha em torno de si através de uma série circular de punções que promoveram a drenagem do látex. Em seguida, alimenta-se da porção circunscrita da folha. (b) Larva de último estádio de *D. erippus* comendo folha de *Asclepias curassavica*. Note a região afinada do pecíolo onde houve o dobramento. A larva, antes de se alimentar, rói parte do pecíolo e depois morde-o seguidamente, produzindo a compressão dos laticíferos. Com o enfraquecimento do pecíolo e o peso da larva, o pecíolo é dobrado em ângulo, aumentando a eficiência do torniquete. (c) O crisomelídeo *Freudeita cupripennis* puncionando a nervura central de uma folha de *Oxypetalum appendiculatum*. Note a gotícula de látex. (d) Punções para a drenagem de látex nas nervuras central e secundária de uma folha da mesma planta, feitas pelo mesmo besouro, que se alimenta do limbo na parte distal ou externa às punções, somente após a drenagem do látex. (Desenhos de Paula Eterowick sobre fotografias dos autores).

Sangrias são realizadas especialmente por larvas ou adultos de coleópteros crisomelídeos (das subfamílias Chrysomelinae e Eumolpinae: nossas observações; Chrysomelinae: Dussourd & Eisner, 1987, Dussourd & Denno, 1991) cerambicídeos (Dussourd & Eisner, 1987) e larvas de lepidópteros, especialmente esfingídeos (Compton, 1987, 1989; nossas observações). Uma forma extrema de drenagem é realizada por coleópteros buprestídeos, cujas larvas minadoras bombeiam o látex para fora das galerias com o protórax (Fiebrig, 1898; nossas observações).

Estrangulamento por torniquete

Outro comportamento, encontrado tanto em alguns coleópteros como em larvas de lepidópteros, é o de estrangulamento dos laticíferos. Estes podem ser comprimidos em um ou mais pontos do pecíolo ou das nervuras, reduzindo o fluxo de látex na região da folha distal ao ponto de compressão, que depois pode ser consumida. A compressão não drena o látex da região comida, mas reduz ou impede seu fluxo. Em plantas com laticíferos articulados e grande pressão interna do látex, a compressão é eficiente em evitar que o látex interfira mecanicamente com a alimentação do inseto.

Entre os insetos que realizam torniquetes, destacam-se lepidópteros ninfalídeos (diversas subfamílias: nossas observações; Brewer, 1977; Dussourd & Eisner, 1987) e alguns crisomelíneos (nossas observações).

Em alguns casos, o pecíolo ou nervura tem um diâmetro demasiadamente grande para ser comprimido pela mandíbula do inseto. Lagartas de lepidópteros, neste caso, podem posicionar-se no superfície inferior da folha e roer o pecíolo ou nervura por baixo, até próximo dos vasos condutores. Depois disto, iniciam a compressão através de mordidas sucessivas, até que a folha se dobre com o peso de seu corpo, o que completa o torniquete, bloqueando portanto o fluxo de látex (Fig. 1b). Lagartas dos últimos estádios de *Danaus gilippus* e de várias espécies de esfingídeos por vezes firmam-se no caule com as (falsas) pernas abdominais e, em seguida puxam a folha com as pernas torácicas, forçando ainda mais o dobramento e compressão do pecíolo enquanto consomem o limbo.

Trincheiras

Dussourd (1990) empregou este termo para descrever cortes lineares ou circulares, feitos por mordidas sucessivas, que isolam completamente uma porção de folha. A porção recortada pode ser uma porção transversalmente destacada do ápice, um semicírculo voltado para a margem lateral, ou um círculo completo (Fig. 1a). A região destacada pode ficar unida ao resto da folha por nervuras secundárias que são perfuradas e drenadas (Fig. 1a), ou apenas pela nervura principal, que pode ser comprimida e dobrada pelo peso da larva no ápice, tal como descrito acima para os torniquetes.

O recorte de trincheiras pode ser tratado como um modo especial de sangria, uma vez que, tal como esta, promove a drenagem do látex da região que será comida. Este comportamento aparece com maior freqüência em lagartas de mariposas noctuídeas (Dussourd & Denno, 1991) e de borboletas danaíneas (nossas observações).

Modalidades intermediárias e plasticidade comportamental

Os diferentes comportamentos para contornar as barreiras do látex - sangria, torniquete, trincheiras - apresentam variantes entre espécies de inseto fitófago ou, por vezes, entre estádios diferentes da mesma espécie, ou então quando esta se alimenta de plantas distintas.

Tais variantes estão relacionadas, por um lado, à morfologia da folha e anatomia dos laticíferos dos diferentes órgãos e espécies de planta hospedeira (Dussourd & Denno, 1991); podem também variar conforme o tamanho da planta ou o estado de desenvolvimento das folhas. Por outro lado, o tamanho do herbívoro e, especialmente, de suas peças bucais, também impõem restrições às possíveis maneiras de lidar com o problema do látex.

Pelas descrições precedentes, entende-se que as três categorias principais de comportamento que distinguimos mostram intergradações, embora geralmente sejam claramente separáveis. A feitura de um torniquete pode também resultar no rompimento de alguns laticíferos, especialmente quando o inseto recorta nervuras ou pecíolos antes de comprimi-los de fato. Entretanto, neste caso o extravasamento de látex é pequeno em relação ao que as sangrias, com perfurações repetidas, produzem. Também constatamos um contínuo desde trincheiras completas, com recorte e separação física de uma porção da folha, passando por seqüências lineares de mordidas justapostas, que isolam uma região da folha sem destacá-la por completo (mas que ainda consideramos trincheiras), até a sangria difusa de uma região do limbo através de cortes esparsos em toda a superfície, concentrando-se ou não em nervuras secundárias e terciárias.

Na maioria dos casos, cada herbívoro exibe um comportamento estereotipado no tratamento de plantas latescentes. No entanto, há algumas exceções, em que o herbívoro pode apresentar tanto o comportamento de sangria como o de torniquete durante seu ciclo de vida. Esta plasticidade comportamental dentro de uma mesma espécie foi registrada por nós apenas em larvas de determinados lepidópteros.

As larvas das borboletas monarcas, *Danaus erippus* e *D. gilippus* (Danainae, Nymphalidae) quando muito jovens delimitam trincheiras circulares em folhas de *Asclepias curassavica* (Asclepiadaceae) através de uma série de punções, promovendo a sangria do látex para depois consumir a porção circunscrita da folha (Fig. 1a). Nos demais estádios larvais, o comportamento muda, passando à compressão por torniquete, seja na nervura principal, seja no pecíolo das folhas (Fig. 1b).

As larvas de ao menos duas mariposas esfingídeas apresentam plasticidade comportamental semelhante. *Erynnis ello*, nos dois primeiros estádios larvais, isola uma área da folha cortando-a obliquamente da margem para dentro, entre as nervuras secundárias com os respectivos vasos laticíferos; depois, pro-

move a sangria junto à nervura principal. Nos demais estádios larvais o comportamento usual é o de torniquete para bloquear o látex. Outro esfingídeo, *Isognathus caricae*, também apresenta estes dois tipos de comportamento. Suas larvas jovens puncionam nervuras secundárias, ou a região apical da nervura principal da folha, para sangria do látex, enquanto que larvas maiores fazem torniquetes bloqueando o látex de suas plantas hospedeiras, geralmente *Himantanthus obovata* (Apocynaceae).

O mesmo tipo de mudança de comportamento entre estádios larvais foi registrado em um esfingídeo africano alimentando-se em uma figueira (Moraceae) por Compton (1989); outras alterações entre estádios larvais, menos extremas, foram notadas em diversos outros insetos por outros autores e por nós.

Algumas considerações evolutivas

Comportamento acidental ou adaptativo?

Uma das primeiras questões que se coloca é se a redução do fluxo de látex é conseqüência acidental de comportamento alimentar não específico, ou se é um comportamento adaptativo selecionado para sobrepor-se a esta barreira defensiva das plantas. Perante as formas mais elaboradas de comportamento de sabotagem esta questão é gratuita. O comportamento de sangria, entretanto, poderia ser tido como acidental: o inseto morde a folha, é repelido pelo látex exsudado e faz novas tentativas até que se encontre numa parte da folha distal às suas mordidas precedentes, onde consegue finalmente se alimentar.

A descrição precedente é uma hipótese plausível para a origem evolutiva deste comportamento mas, por várias razões, pode ser descartada em relação aos insetos aqui referidos. Duas observações se aplicam sem exceção aos insetos sangradores que observamos. Primeiro, a separação entre o local de sangria e o de alimentação; as perfurações são sempre feitas nas nervuras principal ou secundárias da folha, enquanto que os insetos começam a comer a folha sempre pela borda, jamais no local da sangria. Segundo, a freqüente defasagem de tempo entre a sangria e a alimentação; coleópteros, em particular, costumam sangrar uma ou mais folhas e depois permanecer parados no caule por um período de meia hora ou mais, antes de retornar para iniciar a alimentação.

Vários insetos somente realizam sangrias ou torniquetes em folhas que de fato produzem látex quando cortadas. Entre as espécies que somente sabotam o látex quando necessário, observamos especialmente *Danaus* spp. e o crisomelídeo *Cryptostetha notatifrons* (entende-se assim porque, alimentando as larvas ou adultos destas espécies em ramos ou folhas cortados no laboratório, não seria possível observar seu comportamento de sabotagem). O mesmo padrão foi obti-

do experimentalmente por Dussourd (Dussourd & Eisner, 1987). Especialmente interessantes são seus resultados com uma mariposa generalista, *Trichoplusia* ni, que inclui plantas latescentes e não-latescentes em sua dieta, e apresenta comportamentos de sabotagem apenas nas primeiras (Dussourd & Denno, 1994); entretanto, quando suas peças bucais foram tocadas com uma gota de látex sobre uma planta não-latescente, a lagarta imediatamente passou a cortar trincheiras na folha (Dussourd, 1997).

Podemos concluir que todos os comportamentos sabotadores que observamos são adaptações específicas para superar o látex (ou resinas, no caso dos registros de Dussourd & Denno, 1991).

Defesa química, mecânica, ou obstrução de defesas induzidas?

O látex de muitas plantas é veículo de numerosas substâncias tóxicas, repelentes e/ou irritantes. Tais substâncias credenciam o látex primariamente como parte do arsenal de defesas químicas das plantas. Entretanto, a elevada viscosidade e aderência podem ser igualmente importantes para repelir insetos. O contato mecânico com uma substância viscosa é incômodo e, mais que isto, pode obstruir a boca de um inseto ou até aprisioná-lo.

Para herbívoros que não se alimentam normalmente de plantas latescentes, generalistas ou não, esta questão é impossível de responder por completo; mas é sugestivo o fato de que alguns insetos pegam carona na sabotagem alheia e comam folhas drenadas de látex por insetos especialistas (Dussourd & Denno, 1991). Em relação a insetos conhecidos como especialistas, a questão parece mais simples. Poderíamos presumir que especialistas em plantas latescentes tenham o necessário repertório bioquímico e fisiológico para detoxificar, ou sequestrar, substâncias secundárias. Restaria, portanto, a barreira mecânica.

O efeito irritante do látex sobre diferentes insetos é fácil de observar. Em muitos casos o contato com o látex leva o inseto a interromper imediatamente qualquer outra atividade para limpar suas peças bucais ou pernas, às vezes por um período prolongado. O risco de ficar preso em uma gota maior que se solidifica rapidamente também é bem real (Dussourd, 1995), e pudemos observar coleópteros menores (crisomelídeos e curculionídeos) que demoraram em conseguir se liberar quando apanhados por um fluxo súbito de látex. Portanto, mesmo para insetos especializados em plantas latescentes, o contato direto com o látex pode ser incômodo ou arriscado.

Uma exceção é relatada por Dixon *et al.* (1987) que, baseando-se em Rothschild (1977), mencionam que lagartas de *Danaus plexippus* pareciam cortar vasos laticíferos para beber o látex extravasado. Segundo supõem, como o látex tem maior concentração de cardenolidas (alcalóides tóxicos) que outros tecidos, as lagartas estariam buscando ativamente aumentar a quantidade de car-

denolidas ingeridas, para tornar-se mais tóxicas a predadores. Entretanto, Rothschild não forneceu uma descrição completa do comportamento, ou experimentos que comprovassem o aumento de ingestão de cardenolidas através do látex. Sua interpretação é contrária à de Brewer (1977), que fornece figuras e descrições semelhantes às nossas (Figuras 1a, b) para esta espécie de borboleta, entendendo que em conjunto a intervenção da lagarta serve para reduzir a ingestão de látex. É possível que Miriam Rothschild tenha notado especialmente o recorte de pecíolos para drenagem ou torniquete, sem relacioná-lo talvez com a posterior alimentação na folha. Note-se, também, que estudos recentes mostraram que fêmeas de *Danaus plexippus* discriminam e selecionam plantas com níveis intermediários de concentração de cardenolidas, em espécies hospedeiras nas quais esta concentração varia acentuadamente (Zalucki *et al.*, 1990).

Devemos considerar ainda a semelhança de comportamentos de sabotagem com os exibidos por outros insetos herbívoros perante a indução de defesas nas suas plantas de alimentação. Carroll & Hoffman (1980) relatam o corte de trincheiras por coleópteros crisomelídeos, *Epilachna* spp., em folhas de pepinos; através de experimentos, demonstraram que havia translocação de cucurbitacinas para folhas danificadas pelos besouros, e que estas substâncias tinham efeito inibidor e/ou afetavam a fecundidade e longevidade dos insetos. Assim, trincheiras representam um obstáculo à translocação de substâncias defensivas para folhas em resposta ao dano causado pelos herbívoros. Estudos posteriores, no entanto, têm acrescentado dados conflitantes com a hipótese de bloqueio de indução por Epilachna, levando à possibilidade de que estes insetos estejam restringindo a mucilagem que extravasa do floema, que parece ter propriedades inibidoras de ingestão (McCloud *et al.*, 1995). Isto tornaria o comportamento de *Epilachna* spp. análogo ao da sabotagem de látex.

Associação e coevolução entre insetos e plantas

Dado a natureza adaptativa, específica e altamente especializada dos comportamentos de sabotagem, uma hipótese que se coloca de imediato é que, uma vez superada esta barreira em uma planta hospedeira, seria relativamente simples colonizar outras plantas hospedeiras latescentes, relacionadas ou não com a hospedeira original. Esta colonização poderia se dar como extensão do conjunto de plantas hospedeiras de um inseto ou por radiação evolutiva, resultando em espécies aparentadas utilizando plantas latescentes distintas. O ponto mais importante desta hipótese é que o látex, uma vez superado em qualquer planta, torne-se o elemento-chave de ligação entre grupos de planta não-relacionados que passam a ser hospedeiros seja do mesmo inseto, seja de insetos filogeneticamente próximos.

Ainda não temos elementos suficientes para avaliar esta hipótese adequadamente na maioria dos insetos sabotadores de látex, tanto por falta de informação sobre o espectro de plantas hospedeiras dos insetos sabotadores conhecidos, como por ignorarmos em geral as plantas de alimentação das demais espécies dos gêneros, ou taxa superiores, dos sabotadores. Assim, em grupos como os coleópteros crisomelíneos e eumolpíneos, não há elementos suficientes para reconhecer as circunstâncias evolutivas em que estes modos de comportamento surgiram.

A exceção importante a esta escassez de informação são os lepidópteros esfingídeos. As plantas de alimentação de muitas destas mariposas de grande tamanho, com lagartas freqüentemente aposemáticas, são conhecidas. Harris (1972), discutindo dificuldades no arranjo taxonômico desta família, reconhece cinco subdivisões na subfamília Semanophorinae, apoiando-se principalmente em suas plantas de alimentação. O seu "grupo A" inclui sete gêneros da subtribo Dilophonotae, considerada primitiva na família. Todas as plantas hospedeiras destes gêneros (exceto um registro anômalo) pertencem às famílias Asclepiadaceae, Caricaceae, Apocynaceae, Euphorbiaceae, Sapotaceae e Moraceae - todas elas latescentes. Este fato é reconhecido por Harris, que comenta *"It is probable that the common denominator between plants in this group is a chemical substance used as host recognition or feeding stimulant by the sphingids. All the plants attacked (...) have a milky latex"* (Harris, 1972:74). Dois destes gêneros, *Erynnis* e *Isognathus*, incluem diversas espécies de sabotadores conhecidos; há registros em um terceiro, *Pseudosphinx*, a confirmar. Podemos predizer, portanto, que os demais gêneros deste grupo associado a famílias latescentes deverão também apresentar comportamento de sabotagem.

Conclusões

Laticíferos e látex constituem uma das formas de defesa mais elaboradas que encontramos nas plantas superiores. O seu sucesso ecológico e evolutivo é indicado pelo grande número de espécies das famílias latescentes, cujo tamanho supera significativamente o de grupos-irmãos filogenéticos não-latescentes (Farrell *et al.*, 1991), e também pela observação de herbívoros aprisionados em látex (Dussourd, 1995; nossas observações). Ainda assim, em diferentes grupos de insetos verificamos o surgimento independente de comportamentos para superar esta defesa altamente efetiva. A julgar pela sua recorrência e pelo diversidade de plantas em que já foram registrados, a sabotagem do látex deve ser tida como uma resposta também bem-sucedida.

Tais modos de comportamento são especificamente direcionados para superar esta defesa em particular. Trata-se de adaptações relativamente complexas, que envolvem não só a superação dos componentes mecânicos e/ou químico-

cos do látex, mas também aposematismo, defesa de predadores visuais e de parasitóides, entre outros fatores. Certamente as interações entre insetos sabotadores e suas hospedeiras não poderão ser elucidadas como um problema estritamente químico, ignorando o componente comportamental, igualmente importante e merecedor de investigação.

Agradecimentos

Agradecemos aos colegas e alunos que nos auxiliaram nas observações para este trabalho; a Steve Compton e Steve Malcolm por informações e discussão; ao CNPq por bolsas de produtividade; a Paula Eterowick pelos desenhos da Fig. 1.

Referências bibliográficas

Botha, C.E.J.; Borman, C.H.; Carter, M.& Heeg, J. 1972. Transport studies on *Gomphocarpus physocarpus*: observations on the feeding habit of *Aphis nerii*. *Journal of South African Botany* 38: 195-203.

Brewer, J.J. 1977. Short lived phenomena. *Lepidoptera Society News* 4: 7.

Brower, L.P. 1969. Ecological chemistry. *Scientific American* 220: 22-29.

Brower, L.P. 1984. Chemical defence in butterflies. *Symposia of the Royal Entomological Society of London* 11: 109-134.

Brower, L.P. & Brower, J.V.Z. 1964. Birds, butterflies and plant poisons: a study in ecological chemistry. *Zoologica* 49: 137-159.

Brower, L.P.; Seiber,J.N.; Nelson,C.J.; Lynch, S.P. & Holland, M. M. 1984. Plant determined variation in the cardenolide content, thin-layer chromatography profiles, and emetic potency of monarch butterflies, *Danaus plexippus* L. reared on milkweed plants in California: 2. *Asclepias speciosa*. *Journal of Chemical Ecology* 10: 601-639.

Carroll, C.R., & Hoffman, C.A. 1980. Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science* 209: 414-416.

Compton S.G. 1987. *Aganais speciosa* and *Danaus chrysippus* (Lepidoptera) sabotage the latex defences of their host plants. *Ecological Entomology* 12: 115-118

Compton, S.G. 1989. Sabotage of latex defences by caterpillars feeding on fig trees. *South African Journal of Science* 85: 605-606.

Crawley, M.J. 1983. *Herbivory, the dynamics of animal-plant interactions.* Blackwell, Oxford.

Dillon, P.M.; Lowrie, S. & McKey, D. 1983. Disarming the "evil woman": petiole constriction by a sphingid larva circumvents mechanical defenses of its host plant, *Cnidoscolus urens* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 15: 112-116

Dixon, C.A., Erickson, J.M. Kellet, D.N. & Rothschild, M. 1978. Some adaptations between *Danaus plexippus* and its food plant, with notes on *Danaus chrysippus* and *Euploea core* (Insecta: Lepidoptera). *Journal of Zoology* 185: 437-467.

Dussourd D E. 1992. Foraging with finesse: caterpillar adaptations for circumventing plant defenses. *In*: Stamp, N.E.& Casey, T.M. (eds.) *Caterpillars:ecological and evolutionary constraints on foraging.* Chapman and Hall, New York, pp. 92-131.

Dussourd, D.E., & Denno, R.F. 1991. Deactivation of plant defense: Correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecology* 72: 1383-1396.

Dussourd, D.E. 1990. The vein drain, or, how insects outsmart plants. *Natural History* 90: 44-49.

Dussourd, D.E. 1995. Entrapment of aphids and whiteflies in lettuce latex. *Annals of the Entomological Society of America* 88: 163-172.

Dussourd, D.E. 1997. Plant exudates trigger leaf-trenching by cabbage loopers, *Trichoplusia ni* (Noctuidae). *Oecologia* 112: 362-369

Dussourd, D.E. & Denno, R.F. 1994. Host range of generalist caterpillars: Trenching permits feeding on plants with secretory canals. *Ecology* 75: 69-78.

Dussourd, D.E. & Eisner, T. 1987. Vein-cutting behavior: Insect counterploy to the latex defense of plants. *Science* 237: 898-901.

Esau K. 1965. *Plant Anatomy.* 2a. ed. John Wiley, New York.

Fahn, A. 1979. *Secretory Tissues in Plants.* Academic Press, London.

Fahn, A. 1990. *Plant Anatomy.* 4a. ed. Pergamon Press, Oxford.

Farrell, B.; Dussourd, D.E. & Mitter, C. 1991. Escalation of plant defense: Do latex and resin canals spur plant diversification? *American Naturalist* 138: 881-900.

Fiebrig, K. 1898. Eine Schaum bildende Käferlarve *Pachyschelus* spec. (Bupr. Sap.) - die Aussheidung von Kautschuk aus der Nahrung und dessen Verwertung zu Schuttzwecken (auch bei Rhynchoten). *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie* 333-363.

Harris, P. 1972. Food-plant groups of the Semanophorinae (Lepidoptera: Sphingidae): a possible taxonomic tool. *Canadian Entomologist* 104: 71-80.

Lewinsohn, T.M. 1991. The geographical distribution of plant latex. *Chemoecology* 2:64-68.

Lewinsohn, T.M. & Vasconcellos Neto, J. 1980. Alimentação de crisomelídeos em Asclepiadáceas: um comportamento que reduz a ingestão de substâncias tóxicas. *Ciência e Cultura* 32 (Suplemento): 497.

Lewinsohn, T.M. & Vasconcellos Neto, J. 1985a. Convergência comportamental e padrões coevolutivos de insetos folívoros em plantas latescentes. *XII Congresso Brasileiro de Zoologia*, Campinas, Resumos: 152-153.

Lewinsohn, T.M. & Vasconcellos Neto, J.1985b. Plasticidade de comportamento alimentar de larvas de *Erynnyis ello* e *Isognathus caricae* (Lepidoptera, Sphingidae) em plantas latescentes. *XII Congresso Brasileiro de Zoologia,* Campinas, Resumos: 153.

McCloud, E.S.; Tallamy, D.W. & Halaweish, F.T. 1995. Squash beetle trenching behavior: Avoidance of cucurbitacin induction or mucilaginous plant sap? *Ecological Entomology* 20: 51-59.

Metcalfe, C.R. 1967. Distribution of latex in the plant kingdom. *Economic Botany* 21: 115-127.

Metcalfe, C.R. 1983. Laticifers and latex. *In Anatomy of Dicotyledons*. 2a ed., Vol.II.: Clarendon Press, Oxford, pp. 70-81.

Nelson, C.J., Seiber, J.N. & Brower, L.P. 1981. Seasonal and intraplant variation of cardenolide content in the milkweed, Asclepias eriocarpa, and implications for plant defense. *Journal of Chemical Ecology* 7: 981-1010.

Rothschild, M. 1977. *Lepidoptera Society News* 6: 9.

Seiber, J.N., Nelson, C.J. & Lee, S.M. 1982. Cardenolides in the latex and leaves of seven Asclepias species and *Calotropis procera*. *Phytochemistry* 21: 2343-2348

Swain, T. 1977. Secondary compounds as protective agents. *Annual Review of Plant Physiology* 28: 479-501.

Tallamy, D.W. 1985. Squash beetle feeding behavior: an adaptation against induced cucurbit defenses. *Ecology* 66: 1574-1579

Zalucki, M.P.; Brower, L.P. & Malcolm, S.B. 1990. Oviposition by *Danaus plexippus* in relation to cardenolide content of three Asclepias species in the southeastern U.S.A. *Ecological Entomology* 15: 231-240.

Endereço

THOMAS LEVINSOHN
Laboratório de Interações Insetos-Plantas
Departamento de Zoologia, Inst. Biologia, UNICAMP
C.P. 6109 - CEP 13081-970 Campinas, SP - Brasil
e-mail: thomasl@unicamp.br