

**ANAMARIA DALMOLIN**

**A GALHA DOS FRUTOS DE *Psidium cattleianum* SABINE (MYRTACEAE)  
NO PRIMEIRO PLANALTO E LITORAL PARANAENSES: INFESTAÇÃO,  
SUSCETIBILIDADE DA PLANTA E ONTOGENIA**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ciências, pelo Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia), do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo

**CURITIBA**

**2005**

*Para meus amigos,  
consangüíneos ou não,  
e o Jim.*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos aqueles que tornaram este trabalho possível:

Àqueles que me orientaram, Prof. Gabriel Melo e prof.<sup>a</sup> Rosy Isaias.

Aos colegas que fazem ou fizeram parte do Departamento de Zoologia, pelo auxílio com o equipamento, literatura, saídas de campo, experimentos, interpretação de dados, *softwares*, opiniões, dicas, companheirismo e, principalmente, pela paciência. Agradeço especialmente à turma freqüentadora da sala do café e meus colegas mais próximos, que tiveram participação direta na elaboração desta dissertação: Antonio, Elaine, Elisa, Gustavo, Karin, Marcus, Maureen, Mauricio “Free”, Paola, Rodrigo Krüger, Rogério e Silvio.

Aos camaradas do Laboratório Neotropical de Controle Biológico de Plantas: Prof. Pedrosa, Edgard e Thiago, pela colaboração com as saídas de campo e cessão do material e dados do Projeto Araçá.

Aos meus pais, pelo apoio, ajuda com as saídas de campo, redação e “patrocínio extra”.

Ao meu namorado, Rodrigo Guinski, pela ajuda com as ilustrações e pelos desenhos (praticamente todos) refeitos no Flash.

À Elisa e ao Jean, em Minas, pela ajuda com a viagem que me rendeu um capítulo.

Ao Nilson Belém Filho, do Laboratório de Anatomia Vegetal (SCB, UFPR), pela ajuda com as técnicas de anatomia, e à prof.<sup>a</sup> Cleusa Bona.

Ao Prof. Jair Mendes Marques, pelo auxílio com a estatística.

Às Prof.<sup>as</sup> Helena Godoy e Olga Kalko, pela ajuda com os textos em ucraniano.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro.

Às bibliotecárias do Setor de Ciências Biológicas e aos cientistas que concordam disponibilizar seus trabalhos através da Internet, *especialmente* aqueles que não colocam taxas sobre isso.

A todas as pessoas que, por falha minha, não constam aqui, com sinceras desculpas. Este foi o primeiro texto que comecei a redigir – e o primeiro que eu perdi. O\_o





(Adão Iturrusgarai, *La Vie en Rose*)

## SUMÁRIO

LISTA DE ILUSTRAÇÕES .....	viii
RESUMO .....	x
ABSTRACT .....	xi
INTRODUÇÃO .....	1
<b>1. HISTÓRIA NATURAL DAS VESPAS ASSOCIADAS À GALHA DOS FRUTOS DO ARAÇAZEIRO (<i>Psidium cattleianum</i> SABINE): INTERAÇÕES E POTENCIAL DE USO EM CONTROLE BIOLÓGICO .....</b>	<b>3</b>
1.1. GALHAS .....	3
1.1.1. Galhas de Hymenoptera .....	4
1.1.1.1. Chalcidoidea .....	4
1.2. PLANTA HOSPEDEIRA E ÁREAS DE ESTUDO .....	5
1.2.1. Programa de Controle Biológico de <i>Psidium cattleianum</i> .....	7
1.3. A GALHA DOS FRUTOS DE <i>Psidium cattleianum</i> .....	8
1.3.1. Espécies Associadas e Ciclo do Sistema .....	9
1.3.2. Ontogenia e Anatomia da Galha .....	13
1.3.3. Registros e Intensidade de Ocorrência; Suscetibilidade da Planta Hospedeira .....	14
1.3.4. Perspectivas de Uso em Controle Biológico .....	14
<b>2. ONTOGENIA DE GALHAS EM FRUTOS DE <i>Psidium cattleianum</i> SABINE (MYRTACEAE) INDUZIDAS POR <i>Prodecatoma carpophaga</i> DAL MOLIN, MELO &amp; PERIOTO (HYMENOPTERA, EURYTOMIDAE) .....</b>	<b>16</b>
MATERIAIS E MÉTODOS .....	17
RESULTADOS .....	17
Órgãos sadios .....	17
Modificações cecidogênicas .....	18
DISCUSSÃO .....	19
Considerações finais .....	22
<b>3. ESTUDO COMPARATIVO DAS INFESTAÇÕES DE <i>Psidium cattleianum</i> SABINE (MYRTACEAE) PELA GALHA DOS FRUTOS (E VESPAS RELACIONADAS) NO PRIMEIRO PLANALTO E LITORAL PARANAENSES .....</b>	<b>29</b>
MATERIAL E MÉTODOS .....	30
Áreas de estudo .....	30
Coleta de frutos .....	30

Acompanhamento das emergências das vespas .....	30
Tabulação dos dados .....	31
Análise dos dados .....	31
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>32</b>
Fauna de vespas (Chalcidoidea) associadas à galha .....	32
Caracterização das infestações .....	32
Impacto da galha na produção de sementes .....	34
Considerações finais .....	35
APÊNDICE 3.1. Número de sementes e câmaras larvais por fruto. Estância Betânia, Colombo, 2003	36
APÊNDICE 3.2. Número de sementes e câmaras larvais por fruto. Mananciais da Serra, Piraquara, 2003. Amostragem "A" realizada em 11.IV.2003; amostragem "B" realizada em. 24.IV.2003. ....	37
APÊNDICE 3.3. Número de sementes e câmaras larvais por fruto. Rio Guaraguaçu, Pontal do Paraná, 2003 .....	38
APÊNDICE 3.4. Número de sementes e câmaras larvais por fruto. Rio Capivari, Campina Grande do Sul, 2004 .....	39
APÊNDICE 3.5. Número de sementes e presença/ausência de câmaras larvais por fruto de <i>Psidium cattleianum</i> . IAPAR, Morretes. "A" coletados em 17.2.2004; "B" coletados em 9.3.2004 e "C" coletados em 23.3.2004 .....	40
APÊNDICE 3.6. Amostragem extra de frutos para análise de presença ou ausência da galha. Guaraguaçu (2004) .....	41
<b>4. DIFERENÇAS DE SUSCETIBILIDADE A GALHAS DE FRUTOS ENTRE DUAS ESPÉCIES DE <i>Psidium</i> L. (MYRTACEAE) .....</b>	<b>42</b>
<b>MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>43</b>
Áreas de estudo .....	43
Testes de aceitação de hospedeiro .....	43
Testes de indução de galha e acompanhamento de botões infestados em <i>Psidium longipetiolatum</i> .....	43
Acompanhamento dos botões infestados de <i>Psidium cattleianum</i> .....	44
Levantamento complementar .....	44
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>44</b>
Aceitabilidade do hospedeiro .....	44
Adequação do hospedeiro .....	45
<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>47</b>
<b>CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>48</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>49</b>

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIG. 1.1. ASPECTO DOS FRUTOS INFESTADOS E ASPECTO MACROSCÓPICO DA GALHA .....	8
FIG. 1.2. EURYTOMIDAE E TORYMIDAE (FÊMEAS) OBTIDOS A PARTIR DAS GALHAS DE FRUTOS DE <i>Psidium cattleianum</i> .....	10
FIG. 1.3. (A) PADRÕES DE EMERGÊNCIA DE VESPAS ASSOCIADAS ÀS GALHAS DE FRUTOS DE <i>Psidium cattleianum</i> COMPARADOS À FENOLOGIA DOS ÓRGÃOS REPRODUTIVOS DA PLANTA HOSPEDEIRA. (B) RESUMO DAS ASSOCIAÇÕES INFERIDAS A PARTIR DE (A) .....	12
GRÁFICO 3.1. PREVALÊNCIA DE FRUTOS INFESTADOS NAS AMOSTRAS ANALISADAS .....	32
GRÁFICOS 3.2. HISTOGRAMAS DE INTENSIDADE DE INFESTAÇÃO DOS FRUTOS DE <i>Psidium cattleianum</i> DAS LOCALIDADES NO PRIMEIRO PLANALTO PARANAENSE. (A), CAPIVARI; (B), COLOMBO; (C), MANANCAIS .....	34
GRÁFICOS 3.3. CORRELAÇÃO ENTRE NÚMERO DE SEMENTES FORMADAS E NÚMERO DE CÂMARAS LARVAIS NOS FRUTOS. (A) CAPIVARI; (B) COLOMBO (LINK LOGARÍTMICO); (C) MANANCAIS .....	35
GRÁFICO 4.1. DIAGRAMA EM CAIXA ( <i>BOXPLOT</i> ) DOS ABORTOS POR RAMO EM RELAÇÃO ÀS ÁRVORES – CENTRO POLITÉCNICO – DEZEMBRO 2003/FEVEREIRO 2004 .....	45
GRÁFICO 4.2. DIAGRAMA EM CAIXA ( <i>BOXPLOT</i> ) DOS ABORTOS POR RAMO EM RELAÇÃO ÀS ÁRVORES – MANANCAIS DA SERRA – DEZEMBRO 2003/JANEIRO 2004 .....	45
GRÁFICO 4.3. DIAGRAMA EM CAIXA ( <i>BOXPLOT</i> ) DOS ABORTOS DE RAMOS EXPOSTOS A <i>Prodecatoma carpophaga</i> EM RELAÇÃO AO GRUPO CONTROLE – CENTRO POLITÉCNICO – DEZEMBRO 2003/FEVEREIRO 2004 .....	46
GRÁFICO 4.4. DIAGRAMA EM CAIXA ( <i>BOXPLOT</i> ) DOS ABORTOS DE RAMOS EXPOSTOS A <i>Prodecatoma carpophaga</i> EM RELAÇÃO AO GRUPO CONTROLE – MANANCAIS DA SERRA – DEZEMBRO 2003/JANEIRO 2004 .....	46
PRANCHA 2.1.....	23
FIG. 1. CORTES TRANSVERSAIS DE ESTRUTURAS REPRODUTIVAS SADIAS; 1A. BOTÃO FLORAL; 1B. FRUTO	
PRANCHA 2.2.....	24
FIG. 2. ÓRGÃOS AFETADOS PELA GALHA. 2A. FASE DE INDUÇÃO; 2B. INÍCIO DA FASE DE DESENVOLVIMENTO; 2C. FINAL DA FASE DE DESENVOLVIMENTO; 2D. GALHA MADURA	
PRANCHA 2.3.....	25
FIG. 3. CAMADAS EXTERNAS DO BOTÃO FLORAL; CAMADAS EXTERNAS COM COMPOSTOS FENÓLICOS EVIDENCIADAS COM CLORETO FÉRRICO. FIG. 4. DUTOS OLEÍFEROS NO BOTÃO FLORAL; TESTE DE SUDAN RED. FIG. 5. DISTRIBUIÇÃO DE CRISTAIS DE OXALATO DE CÁLCIO EM CAMADAS ADJACENTES AO ENDOCARPO. FIG. 6. ESCLEREÍDES. FIG. 7. DISPOSIÇÃO DE ESCLEREÍDES NO PARÊNQUIMA DE PREENCHIMENTO DO FRUTO.	
PRANCHA 2.4.....	26

FIG. 8. CORTE DO BOTÃO FLORAL COM OVIPOSIÇÃO; GALHA EM ESTÁGIO INICIAL. FIG. 9. LARVA PRÓXIMA A ÓVULO. FIG. 10. TECIDO NUTRITIVO COM GOTÍCULAS LIPÍDICAS (SUDAN RED). FIG. 11. TECIDO NUTRITIVO (SUDAN RED) AO REDOR DA CÂMARA LARVAL. FIG. 12. CRISTAIS NO TECIDO PARENQUIMÁTICO DA GALHA SOB LUZ POLARIZADA. FIG. 13. GALHA FORMADA EM INÍCIO DE PROCESSO DE AMADURECIMENTO, COM VASOS DE XILEMA EM MEIO AO PARÊNQUIMA DA GALHA. FIG. 14. DUAS GALHAS FORMADAS NO LÓCULO AO FINAL DO PERÍODO DE CRESCIMENTO.

PRANCHA 2.5. .... 56

FIG. 15. REDIRECIONAMENTO DOS FEIXES VASCULARES. FIG. 16. DETALHE DO FEIXE.

PRANCHA 2.6. .... 57

FIG. 17. GALHA EM PROCESSO DE AMADURECIMENTO. FIG. 18. IDEM, COM UMA ÚNICA CAMADA DE PROTEÇÃO JÁ LIGNIFICADA. FIG. 19. GALHA SENESCENTE. FIG. 20. DETALHE DA PAREDE DA GALHA SENESCENTE, MOSTRANDO INVASÃO POR FUNGOS ENDOFÍTICOS.

TABELA 3.1. EMERGÊNCIA DE ESPÉCIES DE CHALCIDOIDEA A PARTIR DAS AMOSTRAS COLETADAS ..... 32

TABELA 2.2. CARACTERIZAÇÃO DO PARASITISMO EM FRUTOS DE *Psidium cattleianum* ..... 33

TABELA 4.1. TESTES DE ACEITAÇÃO DE *Psidium* spp. POR *Prodecatoma carpophaga* PARA OVIPOSIÇÃO – DEZ 2003 ..... 44

TABELA 4.2. DESTINO DE BOTÕES EXPOSTOS A *Prodecatoma carpophaga* ACOMPANHADOS NOS MANANCIAIS DA SERRA – DEZ 03/JAN 04 ..... 46

## RESUMO

Este trabalho caracteriza alguns aspectos da interação galhador – planta nos frutos de *Psidium cattleianum*, em localidades no Primeiro Planalto e no Litoral paranaenses, no tocante às espécies de Chalcidoidea associadas, infestação dos frutos em diferentes localidades, resistência de plantas de espécie próxima (*Psidium longipetiolatum*) e processo de formação da galha (ontogenia), com o objetivo de contribuir para o conhecimento da biologia e diversidade de Hymenoptera envolvidos com galhas e suas relações com as plantas hospedeiras e fornecer subsídios para uso do himenóptero galhador no controle biológico de *Psidium cattleianum*. A comparação da infestação dos frutos nas diversas localidades é apresentada com a adaptação de indicadores de quantificação parasitológica: prevalência (número de frutos com galhas), intensidade (número de galhas por fruto) e agregação (dispersão dos frutos afetados), verificando-se que há uma prevalência maior de frutos infestados nas localidades do planalto (Colombo, 69,7%; Piraquara, 33%; proximidades do Rio Capivari, 40%), em relação às amostras do litoral (Morretes, 10,9%; Rio Guaraguaçu, 2,2%) e que as intensidades de infestação no planalto não apresentam diferenças estatisticamente significativas entre si (Kruskal-Wallis  $H_{2, n=102} = 4,763781$   $p = 0,0924$ ). A resistência de *P. longipetiolatum* foi comparada à de *P. cattleianum* observando-se a aceitação das plantas para oviposição e possibilidade de desenvolvimento da galha, sendo que embora as duas espécies de plantas sejam aceitas para oviposição, *P. longipetiolatum* tende a abortar os botões infestados. Finalmente, são relatadas as alterações morfoanatômicas induzidas nas estruturas reprodutivas (botões florais a frutos maduros) de *Psidium cattleianum* pela vespa galhadora *Prodecatoma carpophaga*. A galha é resultante essencialmente de células modificadas da epiderme interna do ovário, placenta e funículo e é resultado da reação da planta contra o inseto nos estágios iniciais, bem como da reorganização tecidual induzida no fruto pelas larvas.

Palavras-chave: Chalcidoidea, interação inseto – planta, galha de fruto, infestação, suscetibilidade, Myrtaceae

## ABSTRACT

This work presents some aspects of the gall-maker – plant interaction in the *Psidium cattleianum* fruit galls at Parana State First Plateau and littoral, as to the associated chalcid species, fruit infestation at different localities, resistance of related plant species (*Psidium longipetiolatum*) to infestation and gall formation (ontogeny), aiming at contributing to the knowledge of biology and diversity of gallicolous Hymenoptera and their relationship to the host plant, and at providing information for the use of the gall inducers as biological control agents of *Psidium cattleianum*. The comparison of fruit infestation levels in several places is presented alongside with adapted quantitative parasitological indicators such as the prevalence (number of galled fruits), intensity (number of galls per infested fruit) and aggregation (dispersion of affected fruit). It was found out that there is a greater prevalence of infested fruit in the highland sites (Colombo 69,7%, Piraquara 33%, Capivari River vicinities 40%), in comparison to the coastal samples (Morretes, 10,9%, Guaraguaçu 2,2%); it was also observed that intensities in the plateau hereabouts are not significantly different among themselves (Kruskal-Wallis  $H_{2, n=102} = 4,763781$   $p = 0,0924$ ). *P. longipetiolatum* resistance was compared to *P. cattleianum* as to plant acceptability as oviposition site and suitability for gall development, and it was concluded that though the two plant species are accepted by the ovipositing female, *P. longipetiolatum* tends to abort the infested buds. Finally, this paper reports morphoanatomic alteration induced in the reproductive structures (from floral bud to mature fruit) in *P. cattleianum* by the gall wasp *Prodecatoma carpophaga*. It was found that the gall results from modified ovary internal epiderm, placenta and funicle cells in the early stages and from tissue reorganization induced in the fruit by larvae in later stages.

Keywords: Chalcidoidea, insect – plant interaction, fruit gall, infestation, plant susceptibility, Myrtaceae

## INTRODUÇÃO

O presente trabalho foi proposto como uma investigação das características da galha formada no interior dos frutos de *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae) (araçazeiro), com o objetivo de se gerar informação básica em dois tópicos pouco estudados no âmbito da cecidologia: a associação de Chalcidoidea a galhas e as modificações induzidas em órgãos reprodutivos, que são afetados por este sistema. Levou-se em conta antes de tudo que a planta hospedeira é considerada uma invasora em diversos ecossistemas em regiões tropicais do mundo, especialmente arquipélagos e, portanto, existe a necessidade de conhecimento dos seus inimigos naturais com o intuito de desenvolver programas de controle biológico (HODGES, 1988).

Para tanto, foram utilizados essencialmente três enfoques: a) determinar quais as espécies envolvidas no sistema e seus papéis; b) determinar quais tipos de interações entre o galhador e o hospedeiro resultam na formação da galha e quais os impactos resultantes destas interações e c) reconhecer áreas de distribuição da planta hospedeira em que a galha também ocorra.

As galhas induzidas por Hymenoptera são consideradas as mais complexas dentre todas (DREGER-JAUFFRET & SHORTHOUSE, 1992), sendo que este hábito de vida ocorre em pelo menos três grandes grupos: Tenthredinoidea, Cynipoidea e Chalcidoidea. No entanto, a absoluta maioria dos sistemas descritos envolve galhas de Cynipidae. Já quanto aos órgãos afetados, embora todos os órgãos da planta estejam sujeitos à formação de galhas, a maioria dos casos ocorre em folhas (MANI, 1964, p. 19), e quase a totalidade dos estudos foram, de fato, realizados sobre galhas foliares.

A galha dos frutos do araçazeiro consiste em um agrupamento sem forma definida de um número variável de câmaras larvais esféricas (aqui, consideradas a unidade de galha) numa estrutura que, quando madura, apresenta consistência lenhosa e pode chegar a afetar quase todo o fruto, exceto pelo epicarpo. Estudos anteriores (DALMOLIN, 2003) conduzidos no Primeiro Planalto Paranaense indicaram que *Prodecatoma carpophaga* DalMolin, Melo & Periotto, 2004 (Hymenoptera, Eurytomidae) é a espécie indutora, sendo que o sistema inclui pelo menos mais seis espécies inquilinas ou parasitóides, pertencentes às famílias Eurytomidae e Torymidae. Foram localizados apenas mais dois trabalhos a respeito desta galha: o de COSTA-LIMA (1916) e o de WIKLER (1999), sendo que ambos fazem menção a espécies correspondentes ou semelhantes a *Prodecatoma spermophaga* Costa-Lima, 1928 como indutoras. No entanto, nenhum deles se estendeu no estudo de aspectos biológicos do sistema e apenas o de COSTA-LIMA (1916) apresenta alguma consideração mais aprofundada sobre a determinação taxonômica das espécies envolvidas, de forma que a natureza das interações ecológicas entre estas espécies não ficaram claramente determinadas.

Um apanhado do estado do conhecimento a respeito desta galha e do contexto de seu estudo é feito capítulo 1, que cumpre desta forma também a função de revisão bibliográfica. Nele, são apresentadas as espécies obtidas a partir das amostras coletadas, seus respectivos períodos de emergência, interações e o ciclo de formação da galha. Este capítulo inclui também considerações quanto aos resultados relatados nos demais capítulos desta dissertação e suas implicações para a cogitação do galhador como agente de controle biológico da planta hospedeira (WIKLER, 1999, 2000).

A segunda etapa deste estudo é referente à interação galhador – planta na constituição desta galha. Desta forma, procuramos relacionar as respostas morfo-genéticas da planta que levam à formação

desta estrutura. O capítulo 2 aborda as modificações referentes à indução evidenciadas pela análise anatômica e histoquímica de botões, flores e frutos de *Psidium cattleianum*.

Buscando aproximar os estudos das condições em que os trabalhos pioneiros foram realizados, e dada a extensa área de distribuição e diversidade de ambientes em que se pode encontrar *Psidium cattleianum* (LEGRAND & KLEIN, 1977), estendemos a área de estudos até o Litoral Paranaense para realizar estudos comparativos a respeito das espécies envolvidas e a ocorrência da galha. No capítulo 3 são apresentados os resultados obtidos destas comparações em relação aos ambientes amostrados, às espécies envolvidas e à ocorrência da infestação.

Tendo em vista que uma segunda espécie de araçazeiro, *Psidium longipetiolatum* Legrand, foi observada em praticamente todas as localidades amostradas, também foi realizado um ensaio de acompanhamento de botões infestados (capítulo 4) com o objetivo de determinar possíveis causas dos baixos índices de infestação encontrados nesta planta em comparação a *Psidium cattleianum*.

Em resumo, os objetivos gerais deste trabalho foram:

- a) contribuir para o conhecimento da biologia e diversidade de Hymenoptera envolvidos com galhas e suas relações com as plantas hospedeiras e
- b) fornecer subsídios para utilização do himenóptero galhador no controle biológico de *Psidium cattleianum*.

Os objetivos específicos foram:

- a) investigar a ontogenia da galha, por meio de técnicas de anatomia e histoquímica (capítulo 2);
- b) caracterizar e comparar dados sobre ocorrência da galha-do-fruto e espécies de vespas envolvidas entre populações de *P. cattleianum* do Primeiro Planalto e do Litoral Paranaense (capítulo 3) e
- c) investigar diferenças na suscetibilidade à formação da galha entre as principais formas de *Psidium* presentes no Primeiro Planalto (capítulo 4).

## 1. HISTÓRIA NATURAL DAS VESPAS ASSOCIADAS À GALHA DOS FRUTOS DO ARAÇAZEIRO (*Psidium cattleianum* SABINE): INTERAÇÕES E POTENCIAL DE USO EM CONTROLE BIOLÓGICO

A alta concentração de nutrientes nas galhas, a existência de células praticamente meristemáticas e a vulnerabilidade das estruturas como um todo fazem com que elas possam abrigar verdadeiras microcomunidades (MANI, 1992). O estudo de galhas (cecidologia) exige a interação de diversas áreas da biologia para a compreensão do funcionamento de um sistema (FERNANDES & MARTINS, 1985). Na galha dos frutos do araçazeiro, foram encontradas vespas (Hymenoptera) de quatro espécies de Eurytomidae (apenas uma delas atuando como indutora), duas de Torymidae, uma de Braconidae e três de Pteromalidae (DALMOLIN, 2003), caracterizando um sistema de interações relativamente complexo em comparação às outras galhas previamente estudadas na mesma planta hospedeira, *Psidium cattleianum* por ANGELO (1997, 2001), VITORINO *et al.* (2000) e BUTIGNOL & PEDROSA-MACEDO (2003).

Insetos indutores de galhas são tidos, em geral, como bons candidatos a agentes eficazes de controle biológico (HARRIS & SHORTHOUSE, 1996). No entanto, os protocolos destes programas exigem o conhecimento de diversos aspectos da biologia destes agentes, tais como especificidade e seus próprios inimigos naturais (conforme DELOACH, 1978 e GOEDEN, 1983). Estes dados via de regra não podem ser obtidos unicamente com base na literatura disponível, ou seja, sem estudos adequados, que muitas vezes são realizados apenas quando a espécie já está inserida num programa de controle biológico.

Este capítulo reúne informação disponível a respeito da planta hospedeira, *Psidium cattleianum*, do sistema da galha induzida por *Prodecatoma carpophaga* nos seus frutos e da possível aplicação do conhecimento a respeito das interações inseto-planta nesta galha para avaliações do potencial desta como agente de controle biológico.

### 1.1. GALHAS

A definição mais abrangente do termo “galha” aplica-se a todas as manifestações, positivas ou negativas, de crescimento e de diferenciação anormal de tecidos induzidos por parasitas em plantas (MEYER, 1987). Os indutores de galhas podem ser vistos como parasitas, pois estas estruturas não retiram imediatamente a planta hospedeira da população, ainda que muitas vezes a tornem mais suscetível a esta eliminação.

A capacidade de induzir galhas evoluiu paralelamente em diversos grupos de organismos, que incluem desde vírus e bactérias até artrópodes. Entre os insetos, existem registros de espécies galhadoras em Thysanoptera, Hemiptera e em todos os grupos holometábolos (DREGER-JAUFFRET & SHORTHOUSE, 1992). Nas regiões tropicais, entre as famílias de plantas hospedeiras mais atacadas destacam-se as Asteraceae, Fabaceae e Myrtaceae (FELT, 1940; MANI, 1964; SILVA *et al.*, 1995).

Devido à grande variabilidade de indutores e das características das próprias galhas, a cecidologia engloba estudos em vários campos, caracterizando-se pela necessidade inerente de abordagens multidisciplinares. Assim, existe uma série de questões que permanecem abertas em relação a estas

formações, abrangendo biologia geral (Qual o estímulo que desencadeia a formação da estrutura? Como a galha afeta a planta hospedeira?), ecologia (Existe uma tendência a encontrar galhas em determinados tipos de ambientes?) e evolução (Quem influencia quem?), além de algumas possuírem importância econômica e aplicações em genética e agricultura (*Agrobacterium*, *Rhizobium*), nutrição, farmacologia, controle biológico de plantas e aplicações curiosas como a produção de tintas (FERNANDES & MARTINS, 1985; REDFERN & ASKEW, 1992; NIEVES-ALDREY, 1998).

### 1.1.1. Galhas de Hymenoptera

Três grupos em Hymenoptera possuem representantes capazes de induzir galhas: Tenthredinoidea, Cynipoidea e Chalcidoidea. Com respeito a Apocrita, têm sido extensivamente estudados os complexos de espécies de Cynipoidea no Hemisfério Norte e vespas-do-figo (Agaonidae em *Ficus*) em algumas regiões tropicais (ex. FELT, 1940; MEYER & MARESQUELLE, 1983; MEYER, 1987; MACHADO *et al.*, 1996; RONQUIST & LILJEBLAD, 2001; STONE *et al.*, 2002; WEIBLEN, 2002, 2004).

A estrutura de galhas mais conhecida é a de Cynipidae, cujas primeiras descrições datam do séc. XIX. Em descrições, a grosso modo, são consideradas ainda as mesmas zonas teciduais definidas naquela época (cf. COSENS, 1913 e MEYER & MARESQUELLE, 1983): três ou quatro zonas concêntricas, sendo, a partir da câmara larval, uma zona nutritiva com células orientadas radialmente, um parênquima de reserva, uma zona protetora esclerenquimatosa e uma zona protetora parenquimática externa.

O conhecimento a respeito de himenópteros galhadores e galícolas (inquilinos e parasitóides) no Brasil é deficiente, e mesmo a literatura mundial é relativamente escassa a respeito de galhas induzidas por Chalcidoidea.

#### 1.1.1.1. Chalcidoidea

Com mais de 22 mil espécies conhecidas (NOYES, 2003), a maioria dos Chalcidoidea são vespas parasitóides. Existem, no entanto, registros de espécies fitófagas em pelo menos seis das vinte famílias que são incluídas neste grupo (GIBSON *et al.*, 1999).

Os representantes fitófagos de Eurytomidae são esparsamente citados na literatura (COSTA-LIMA, 1962; DE SANTIS, 1980; HANSON, 1995), sendo que estudos recentes a respeito da sua biologia têm sido realizados com espécies de importância econômica, como aqueles que atacam sementes, por exemplo, os gêneros *Bruchophagus* Ashmead e *Tetramesa* Walker (ex. NADEL & PEÑA, 1991; CLARIDGE & DAWAH, 1994; PEREIRA *et al.*, 1997). A maior parte dos estudos registra apenas as plantas às quais as vespas se associam, e pouco se sabe a respeito da natureza dessas associações, que não mostra constância mesmo dentro dos relatos sobre subfamílias (COSTA-LIMA, 1960, 1962; DE SANTIS, 1980), as quais tendem a agrupar parasitóides, fitófagos e inquilinos que se alimentam inicialmente da larva e depois do tecido vegetal ou vice-versa. Em Eurytomidae, o hábito fitófago parece ter evoluído independentemente em

diversas linhagens (ZEROVA, 1992) e é comum encontrar espécies com hábitos diversos até mesmo em nível de gêneros.

Revisões da informação disponível a respeito da estrutura de galhas de Chalcidoidea são encontradas em MANI (1964), MEYER & MARESQUELLE (1983) e MEYER (1987). As galhas induzidas por Eurytomidae mantêm-se no padrão apontado por MANI (1964), MEYER (1987) e DREGER-JAUFFRET & SHORTHOUSE (1992) para Chalcidoidea em geral: tendência a serem estruturas sólidas e lenhosas, com numerosas câmaras superficialmente isoladas no córtex e que ocorrem em botões ou locais de crescimento dos ápices de ramos das plantas hospedeiras. Exceto pelo trabalho de KRAUS & TANOUE (1999) sobre galhas em raízes de *Cattleya* (Orchidaceae), as demais referências a estudos anatômicos de galhas de Eurytomidae são anteriores à década de 1950. Hedicke<sup>1</sup> (*apud* MANI, 1964) publicou uma monografia a respeito das galhas induzidas por *Tetramesa* (como *Isthmosoma*).

## 1.2. PLANTA HOSPEDEIRA E ÁREAS DE ESTUDO

*Psidium cattleianum* Sabine, nativa da Floresta Atlântica, é comumente utilizada para arborização urbana, como planta ornamental, para produção de frutos e extração de madeira/lenha (PIO-CORRÊA, 1984). Foi introduzida em diversos locais como cultivar devido a seus frutos e, devido a suas características de planta pioneira, passou a se comportar como invasora em inúmeros ecossistemas, tais como no arquipélago do Havaí (HODGES, 1988; HAWAII NATURAL HERITAGE PROGRAM, 1998; SMITH, 1985), na Micronésia de uma forma geral (SPACE & FALANRUW, 1999), e nas ilhas Mascarenhas (Maurício, Reunião) (MUNGROO, 1996), causando sérios distúrbios ambientais. Por uma série de fatores, como a grande quantidade de frutos e sementes formadas e capacidade de realizar reprodução vegetativa (TUNISON, 1991), *Psidium cattleianum* torna-se a espécie dominante (formação de áreas monotípicas), deslocando a vegetação nativa e muitas vezes não permitindo o desenvolvimento de outras plantas, sendo que há a suspeita de alelopatia (SMITH, 1985).

LEGRAND & KLEIN (1977) apontam que *P. cattleianum* é típica de ambientes abertos, de vegetação baixa, esparsa ou semidevastada (heliófita e higrófita), como restingas, capoeiras de várzeas e limites de matas e estradas, não sendo comum em campos de planalto nem nas matas primárias altas e densas de Floresta Atlântica. As áreas analisadas no Paraná estão de acordo com esta descrição, sendo que incluímos como pontos de amostragem localidades nos municípios de Colombo (25°19'S, 49°08'W, 1025m), Piraquara (25°30'S, 48°59'W, 905m) (Mananciais da Serra), Campina Grande do Sul (25°05'05S, 48°48'09W, 648m) (margens do rio Capivari), Pontal do Paraná (aproximadamente 25°40'S, 48°25'W, ~10m) (margens do rio Guaraguaçu), Morretes (25°30'33S, 48°48'30W, 64m) (IAPAR) e na região dos balneários de Barra do Saí/Coroados, Guaratuba – PR a Itapoá – SC (25°57'46S – 26°01'36S; 48°35'49W – 48°37'53W, 16 a 20m). Os pontos no Primeiro Planalto apresentam como característica comum a proximidade da Floresta Atlântica e a ocorrência das árvores de *P. cattleianum* em áreas de vegetação aberta ou semidevastadas. Os pontos de ocorrência de plantas no litoral abrangem tanto áreas de restingas quanto margens de áreas de ocupação humana (ver capítulo 3).

HODGES (1988) também afirma que esta planta seria típica de áreas litorâneas, ocorrendo em restingas ou raramente em capoeirões, “isolado ou em pequenos grupos, nunca em áreas monotípicas”, o

---

<sup>1</sup> HEDICKE, H. 1924. Der Isthmosominoecidien. Zoologica 24: 637-674.

que pode ser contestado com base no observado em pelo menos duas localidades: em Colombo, onde as árvores foram utilizadas para reconstituição da cobertura vegetal e adquiriram portes comparáveis aos registrados em imagens das áreas invadidas no Havaí, com evidência de alelopatia em determinadas áreas (C. W. SMITH, com. pess.), e a restinga do rio Guaraguaçu, onde embora *P. cattleianum* não forme áreas monotípicas, não é raro que se apresente em grupos densos.

Quanto ao ciclo das plantas no Primeiro Planalto Paranaense, a formação de botões se inicia em outubro, havendo floração em novembro e dezembro, com frutos maduros de março até junho (PEDROSA-MACEDO *et al.*, 2000; fig. 1.2).

De acordo com a diagnose de LEGRAND & KLEIN (1977), o araçazeiro é um arbusto que pode ser facilmente reconhecido, apresentando altura de 1,5 a 3 m, raramente chegando a 10 m, glabro, raramente com pêlos em ramos novos e pecíolos superiores, tronco reto ou tortuoso; copa arredondada, folhas obovadas, verde-claras, de textura coriácea, com 5-9cm de comprimento por 2 a 6cm de largura, nervuras não evidentes exceto pela central; flores brancas, típicas de mirtáceas, efêmeras, polistêmones, pedúnculos unifloros de 5 a 10mm e ovário de quatro lóculos. Os frutos podem ser amarelos ou vermelhos, de formato esférico ou piriforme, e há discussão quanto à denominação correta destas formas como variedades (ex. confronte-se HODGES, 1988 e WIKLER, 1999).

NB.: As propostas de nomenclatura relacionadas a seguir não têm o objetivo de definir uma como correta, e sim de ilustrar os diferentes tratamentos utilizados na literatura, confrontando com o que foi observado em campo durante este trabalho.

Em parte da literatura, são consideradas basicamente duas variedades dentro desta espécie: uma de frutos amarelos (*P. cattleianum* f. *lucidum* Degener ou *P. cattleianum* var. *lucidum* Hort.) e uma de frutos vermelhos (*P. cattleianum* var. *longipes* Berg.). FOSBERG (1962) tentou novamente reorganizar a nomenclatura das variedades, propondo, afinal, a denominação:

- a) *Psidium cattleianum* Sabine var. *cattleianum* f. *cattleianum* para a forma com frutos vermelhos;
- b) *Psidium cattleianum* var. *cattleianum* f. *lucidum* para a forma com frutos amarelos arredondados e
- c) *Psidium cattleianum* var. *littorale* (Raddi), para a forma com frutos amarelos alongados.

*Psidium littorale* Raddi é considerado um sinônimo (SCHROEDER, 1946), apesar da situação da nomenclatura ter ficado mal definida por vários anos e ainda hoje ocorrerem referências ao sinônimo.

Os frutos amarelos podem ter a forma esférica - ovalada ou piriforme, sendo que a última também tem sido considerada uma variedade distinta (*Psidium cattleianum* var. *pyriformis* Mattos). Algumas características foram observadas associadas ao tipo de fruto formado: por exemplo, plantas de frutos piriformes tendem a apresentar folhas mais alongadas, quase lanceoladas, enquanto as plantas com frutos arredondados também apresentam folhas mais arredondadas. Apenas as variedades de frutos amarelos foram localizadas nas áreas estudadas dentro deste projeto, levando-se em consideração a definição de *Psidium longipetiolatum* (ver adiante e capítulo 4). No entanto, é a variedade de frutos vermelhos a encontrada na maior parte dos ecossistemas invadidos, como no Havaí e na Flórida (SMITH, 1985; TUNISON, 1991).

Ainda segundo LEGRAND & KLEIN (1977), a única planta que ocorre na região do Paraná e Santa Catarina que poderia ser confundida com *P. cattleianum* seriam árvores jovens de *P. longipetiolatum*, árvore glabra que pode chegar a 30 metros de altura, de folhas obovado-cuneiformes com 4,5-10cm de diâmetro por 2,5-5cm de largura, e pecíolo de 1,2 a 2 cm (daí "longipeciolado"); muito semelhante a *P.*

*cattleianum*, mas alta, com a copa larga, folhagem densa e verde-escura e frutos vermelhos. HODGES (1988) menciona a dificuldade de se encontrar em condições naturais a forma de *P. cattleianum* com frutos vermelhos e que a forma mais conhecida (geralmente a única) entre os botânicos brasileiros entrevistados no relatório era a de frutos amarelos, embora tenham sido localizadas árvores de frutos vermelhos em alguns poucos plantios, de procedência desconhecida. HODGES (1988) sugere que essas plantas devam ocorrer somente acima dos 700m de altitude, mas também não foram localizados indivíduos nas áreas de estudo deste trabalho (que incluíram dois pontos acima dos 900m no Primeiro Planalto; ver capítulo 2), sendo que todas as plantas de frutos vermelhos que foram localizadas pertenciam à espécie *Psidium longipetiolatum*. planta utilizada, portanto, como padrão de comparação no capítulo 3.

### 1.2.1. Programa de controle biológico de *Psidium cattleianum*

Caracterizando-se o litoral brasileiro como distribuição original da planta (LEGRAND & KLEIN, 1977) e seguindo as recomendações de WILSON (1964) de se buscar agentes de controle biológico nestas áreas onde as plantas são nativas, os primeiros levantamentos exploratórios de agentes em potencial e estudos de distribuição da planta foram feitos por HODGES (1988) no Brasil. Através de estudos cooperativos entre a Universidade do Havá e diversas instituições no Brasil, alguns dos inimigos naturais de *Psidium cattleianum* foram estudados. Com relação aos insetos cogitados, praticamente todos os estudos foram desenvolvidos na Universidade Federal do Paraná, resultando até o momento na seguinte relação de agentes em potencial:

- a) *Lamprosoma azureum* Germar (Coleoptera, Chrysomelidae), alimenta-se de ramos jovens; foi descartado como agente porque foi encontrado em outras mirtáceas (*Eugenia uniflora* L., *Campomanesia xanthocarpa* Berg, *Psidium guajava* L., *Psidium spathulatum* Mattos e *Acca sellowiana* Berg) (CAXAMBU, 1998);
- b) *Haplostegus epimelas* Konow, 1901 (Hymenoptera, Pergidae), vespa-serra desfolhadora; foi descartada como agente porque as larvas mostraram em laboratório potencial para se alimentarem de *P. guajava*, o que foi constatado também em campo, mas em proporções reduzidas (PEDROSA-MACEDO, 2000);
- c) *Tectococcus ovatus* Hempel (Hemiptera, Eriococcidae), formador de galhas foliares acuminadas (VITORINO *et al.*, 2000);
- d) *Dasineura gigantea* Maia & Ângelo (Diptera, Cecidomyiidae), formador de galhas em roseta em botões foliares (ÂNGELO, 1997);
- e) *Neotrioza tavaresi* Crawford (Hemiptera, Psyllidae), formador de galhas foliares globulares (BUTIGNOL & PEDROSA-MACEDO, 2003);
- f) *Eurytoma* sp. (Hymenoptera, Eurytomidae), formador de galhas em ramos (WIKLER & PEDROSA-MACEDO, 2000);
- g) *Prodecatoma carpophaga* DalMolin, Melo & Perioto (Hymenoptera, Eurytomidae), formador de galhas em frutos (DALMOLIN *et al.*, 2004), indicado anteriormente como “galha da semente” (ver seção 1.3).

Pode-se constatar, a partir desta lista, que *P. cattleianum* apresenta certa variedade de inimigos naturais com diferentes níveis de especificidade, sendo que os galhadores são particularmente freqüentes, o que condiz com algumas das propostas de PRICE *et al.* (1998) sobre a tendência a se encontrar diversidade maior de galhadores em plantas com características de adaptação a ambientes em que a água é escassa. A restinga, ambiente característico da planta em questão, pode ser considerada um ambiente

com estas características, dadas as características de solos arenosos e a proximidade do mar. *Neotrioza tavaresi* é muito freqüente em localidades como os Mananciais da Serra (observação pessoal). Todos os inimigos naturais são mais freqüentemente encontrados em localidades do Planalto; as plantas do Litoral tendem a se apresentar menos afetadas, embora os primeiros registros de *Tectococcus ovatus*, por exemplo, tenham sido realizados no Litoral Sul, nas proximidades de Guaratuba (PEDROSA-MACEDO, com. pess.).

### 1.3. A GALHA DOS FRUTOS DE *Psidium cattleianum*

O primeiro trabalho de que se tem notícia a mencionar formações rígidas no interior de frutos de plantas do gênero *Psidium* L. (Myrtaceae) e caracterizá-las como galhas induzidas por microhimenópteros foi o de COSTA-LIMA (1916). Os frutos afetados podem apresentar deformação evidente externamente ou não, sendo que as galhas consistem de conjuntos de câmaras larvais envoltas por tecido lignificado que podem ou não estar fundidas umas às outras (fig. 1.1) e/ou a sementes. Devido à rigidez da galha madura, COSTA-LIMA (1960) afirma ainda que estes frutos patológicos são chamados popularmente de “araçás de pedra”. Além da textura e do aspecto de “aglomerado de câmaras”, não é possível definir forma ou tamanho exatos. Isto pode levar o observador à conclusão errônea de que são somente sementes que estão todas fundidas. Desta forma, esta galha também foi chamada de “galha-da-semente”, termo encontrado em alguns trabalhos, conforme WIKLER (1999, 2000).

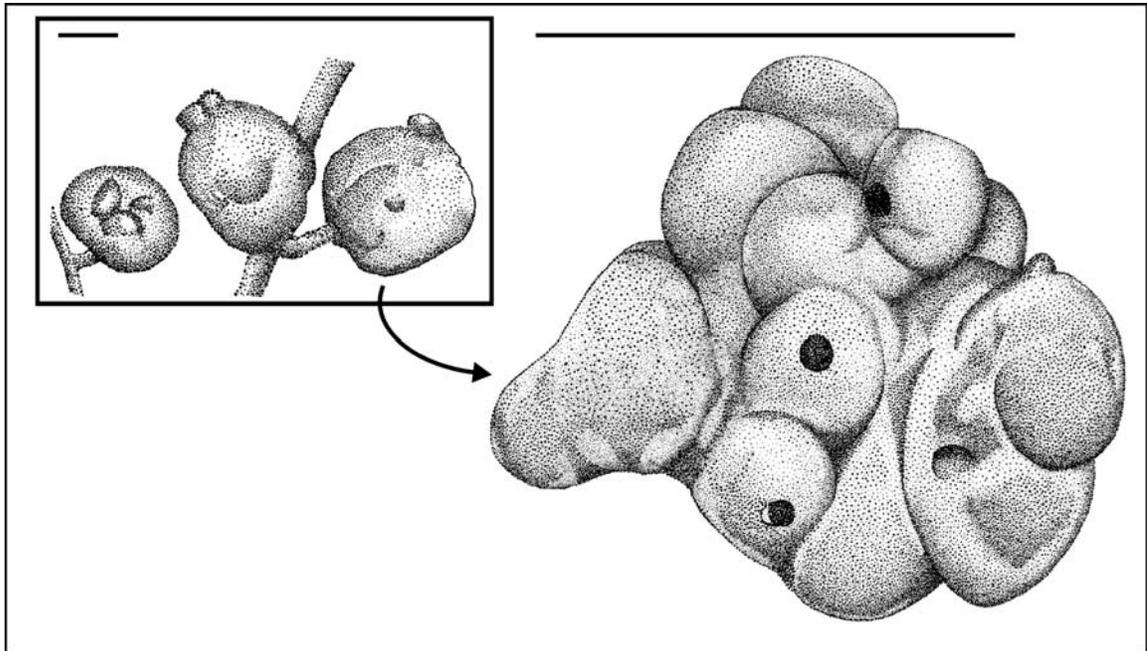


FIG. 1.1. – ASPECTO DOS FRUTOS INFESTADOS E ASPECTO MACROSCÓPICO DA GALHA. BARRA = 1cm.

### 1.3.1. Espécies associadas e ciclo do sistema

Os poucos estudos já realizados identificaram as principais espécies de vespas associadas à galha-do-fruto do araçazeiro como pertencentes às famílias Eurytomidae e Torymidae (COSTA-LIMA, 1916, 1928; BONDAR, 1930; WIKLER, 1999; DALMOLIN, 2003). O sistema de himenópteros envolvido com esta galha mostrou-se especialmente complexo em comparação ao de galhas induzidas em outros órgãos, já estudadas sobre a mesma planta (seção 1.2.1).

COSTA-LIMA (1916) atribuiu a indução a três espécies de Chalcidoidea (Hymenoptera) que foram consideradas fitófagas: *Torymus myrtacearum* Costa-Lima (Torymidae); uma do gênero *Prodecatoma* Ashmead (Eurytomidae), posteriormente descrita como *Prodecatoma spermophaga* Costa-Lima, e outra “próxima do gênero *Eurytoma* Illiger” (Eurytomidae). Neste trabalho, são ainda mencionados dois parasitóides, um pertencente a *Aepocerus* Mayr (Otitesellinae) e outro de “um gênero próximo do *Eurytoma*”. Ao considerar esta galha como um possível agente de controle biológico de *Psidium cattleianum*, WIKLER (1999, 2000) indicou a suposta espécie indutora no primeiro trabalho como pertencente ao gênero *Sycophila* Walker (Eurytomidae) e, no segundo, a *Eurytoma*. No entanto, os exemplares nas fotografias deste trabalho correspondem a *P. spermophaga*. Finalmente, nos estudos mais recentes, DALMOLIN (2003) relaciona três espécies do gênero *Prodecatoma*, uma de *Sycophila* e duas de *Torymus* à galha (Fig. 1.2), sendo que *P. spermophaga* não é referida como indutora e sim como inquilina, e a indução é atribuída a *P. carpophaga* DalMolin, Melo & Perieto.

A partir dos padrões de emergência comparados à fenologia dos órgãos reprodutivos de *Psidium cattleianum*, foi possível determinar qual a espécie indutora e quais espécies se enquadrariam como inquilinos ou parasitóides. Considerou-se que a espécie que emerge durante o período em que há botões e flores no campo e ali realiza a oviposição seria a indutora. Liberando-se indivíduos destas espécies em sacos de voal ao redor de botões, e acompanhando o desenvolvimento destes em frutos, pôde-se inferir se a vespa era de fato indutora de galha. Assume-se que as espécies que emergiram logo em seguida aos indutores e antes das fases finais de amadurecimento da galha (e do fruto, conforme capítulo 2) sejam inquilinos e que aquelas que emergiram após o amadurecimento completo da galha sejam parasitóides (fig. 1.3b). Quando possível, foi feito também o experimento de liberação destas espécies, sendo que não foi observada oviposição nem formação de galha (DALMOLIN, 2003). Entretanto, um acompanhamento mais direto do comportamento larval e dos adultos seria necessário para determinar com maior detalhamento quais os hábitos das espécies não-galhadoras. Os padrões de emergência dos Eurytomidae e Torymidae durante os anos de 2001 a 2004 encontram-se resumidos na figura 1.3a.



FIGURA. 1.2. EURYTOMIDAE E TORYMIDAE (FÊMEAS) OBTIDOS A PARTIR DAS GALHAS DE FRUTOS DE *Psidium cattleianum*. A, *Prodecatoma carpophaga*; B, *Prodecatoma ferruginea*; C, *Prodecatoma spermophaga*; D, *Sycophila* sp.; E, *Torymus myrtacearum*; F, *Torymus* sp. 1. Barra = 1 mm.

As espécies obtidas até o momento a partir desta galha são listadas a seguir, separadas por gênero:

- a) *Prodecatoma* spp. – De acordo com BURKS (1971), as espécies do gênero *Prodecatoma* são fitófagas, tendo sido obtidas de sementes e de galhas, mas não se faz referência a hábitos de inquilinismo. No sistema analisado, a espécie indutora pertence a este gênero, bem como duas das possíveis espécies inquilinas:
  - *Prodecatoma carpophaga* (Eurytomidae) (fig. 1.2a), espécie indutora, emergem paralelamente ao desenvolvimento dos botões florais da planta hospedeira, nos quais realizam a oviposição;
  - *Prodecatoma ferruginea* DalMolin, Melo & Periotto (Eurytomidae) (fig. 1.2b), inquilinos, têm o período de emergência iniciado cerca de um mês após o início da emergência de *P. carpophaga*;
  - *Prodecatoma spermophaga* Costa-Lima (Eurytomidae) (fig. 1.2c), inquilinos ou parasitóides. COSTA-LIMA (1916) atribuiu a esta espécie a indução da galha dos frutos; no entanto, dado o período observado da emergência destas vespas, não seria possível para estas induzirem as modificações que resultariam na galha, pois os frutos já estão formados neste período (fig. 1.2). Como foram associados a esta espécie danos a outras plantas em diversas famílias (COSTA-LIMA, 1928; BONDAR, 1930) e sua emergência não ocorreu em todas as amostras de galhas coletadas, pode-se inferir que esta espécie apresente comportamento de inquilina ou de parasitóide (DALMOLIN *et al.*, 2004);
- b) *Sycophila* sp. (Eurytomidae) (fig. 1.2d), apontados em CLARIDGE & DAWAH (1994) como parasitóides comuns de outros Eurytomidae galhadores. BURKS (1971) também relaciona as espécies deste gênero como parasitóides e inquilinas, inclusive em sementes e ovários parasitados de figos;
- c) *Torymus* sp. 1 (Torymidae) (fig. 1.2f), inquilinos ou parasitóides, emergem durante quase todo o período de formação da galha, de dezembro a março, e ovipositam em frutos quase maduros;
- d) *Torymus myrtacearum* (Costa-Lima) (Torymidae) (fig. 1.2e), inquilinos ou parasitóides, emergem e ovipositam em frutos quase maduros. Outras plantas a partir das quais existem registros de emergência de *T. myrtacearum* incluem *Eugenia* (Myrtaceae) e *Inga* (Fabaceae);
- e) *Heterospilus* sp. (Braconidae) foram obtidos a partir de galhas coletadas da liteira durante o inverno, após a decomposição da parte carnosa do fruto. Indivíduos emergiram entre os meses de janeiro e maio. Estas vespas são identificadas no interior das câmaras, muitas vezes envoltas por casulos; a ausência destes parasitóides em frutos coletados durante os períodos críticos da formação da galha pode ser sinal de que a oviposição em *Psidium* deve ocorrer quando a galha já está na serrapilheira, sendo que possivelmente o inseto faz uso de outros hospedeiros dos quais emerge durante este período;
- f) Pteromalidae spp. foram obtidos a partir de galhas coletadas da serrapilheira durante o inverno; indivíduos emergiram durante praticamente todos os meses quentes do ano (novembro a abril/maio). As mesmas observações realizadas para *Heterospilus* podem ser aplicadas aqui.

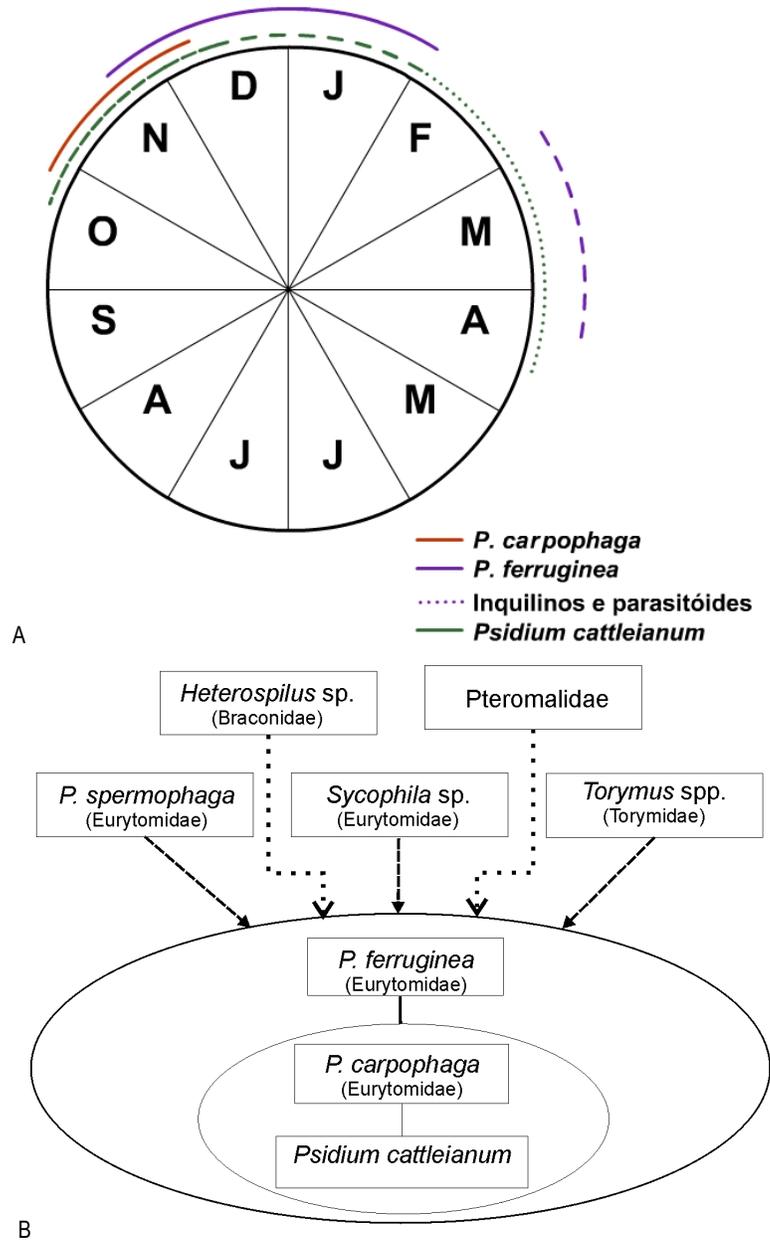


FIGURA 1.3 – (A) PADRÕES DE EMERGÊNCIA DE VESPAS ASSOCIADAS ÀS GALHAS DE FRUTOS DE *Psidium cattleianum* COMPARADOS À FENOLOGIA DOS ÓRGÃOS REPRODUTIVOS DA PLANTA HOSPEDEIRA. AS LETRAS CORRESPONDEM ÀS INICIAIS DE CADA MÊS DO ANO. NA FENOLOGIA DA PLANTA, TRAÇOS LONGOS CORRESPONDEM À OCORRÊNCIA DE BOTÕES FLORAIS; TRAÇOS MÉDIOS, À FLORAÇÃO E OS PONTOS AO PERÍODO DE FRUTIFICAÇÃO. (B) RESUMO DAS ASSOCIAÇÕES INFERIDAS A PARTIR DE (A). VIDE TEXTO PARA MAIORES DETALHES.

O desenvolvimento da galha é iniciado quando a fêmea de *P. carpophaga* realiza a oviposição em botões florais de *Psidium cattleianum*. A descrição da oviposição de *Tetramesa hyalipennis* (Walker) em *Agropyron* (Poaceae) (Docters van Leeuwen & Docters van Leeuwen-Reijvann<sup>2</sup> apud MEYER, 1987) é

<sup>2</sup> DOCTERS VAN LEEUWEN, W. & DOCTERS VAN LEEUWEN-REIJVANN, J. 1907. über die anatomie und die entwicklung einiger *Isosoma*-gallen auf *Triticum repens* und *Junceum* und über die biologie der gallformen. Marcellia 6: 68-101.

condizente com o observado em campo sobre *P. carpophaga*: a fêmea inicialmente perfura perpendicularmente o tecido vegetal com os dois estiletos do ovipositor juntamente com a bainha; depois, ao alargar o orifício, utiliza os estiletos projetados da bainha, que volta à sua posição horizontal juntamente com o metassoma, após o que ocorre a oviposição. Os ovos são posicionados nos lóculos do botão. A galha se desenvolve a partir dos tecidos que delimitam o lóculo do ovário (seção 1.3.2 e capítulo 2), paralelamente ao desenvolvimento do fruto. Portanto, a galha está sujeita aos fatores que podem provocar o aborto da flor, impedindo a sua formação completa (capítulo 4), tais como a ausência de polinização, obtenção de nutrientes pelo órgão parasitado e o ataque por outros organismos (STEPHENSON, 1981; LEE, 1988).

Ao longo do período de formação do fruto, a galha não apresenta defesa mecânica propriamente dita, sendo que o tecido lignificado está presente somente quando o processo de amadurecimento está quase concluído. Durante este intervalo de tempo, que abrange os meses de dezembro a fevereiro, emergem os adultos de *P. ferruginea*, que por esta razão são indicados como inquilinos, mas podendo apresentar capacidade de influir na cecidogênese, e *Torymus* sp.1. Quando o fruto alcança as fases finais de amadurecimento, emergem os adultos de *P. spermophaga*, *Sycophila* sp. e *Torymus* spp. Dado o período em que estas últimas espécies emergem, infere-se que elas não influenciam diretamente no desenvolvimento da galha, e devem apresentar ciclos multivoltinos envolvendo outros hospedeiros ao longo do ano, conforme mencionado anteriormente.

Após a abscisão dos frutos, nos meses de março a maio, e a decomposição de sua parte carnosa, a galha permanece na serrapilheira. Pelo menos parte das larvas defecam pouco antes do inverno (meses de abril a junho) e passam o inverno como larvas maduras pós-defecantes; outras defecam e empupam somente alguns dias antes da emergência do adulto. Apenas alguns Torymidae são capazes de emergir antes da queda do fruto. A galha pode permanecer na serrapilheira durante anos e durante o maior período estudado, relativo a amostras coletadas em Colombo – PR (2001-2004), foram obtidos adultos de *P. carpophaga* e *P. ferruginea* em todos os anos, o que indica que as larvas podem permanecer em diapausa nas galhas por três anos ou mais. Foi observado, também, que ocorre mortalidade devido a fungos e ácaros durante todo o período.

### 1.3.2. Ontogenia e anatomia da galha

A galha dos frutos é induzida na fase de botões florais, quando a fêmea de *Prodecatoma carpophaga* realiza a oviposição na altura do ovário. Os ovos são colocados no lóculo e são presos às células da epiderme interna do ovário através do seu filamento, típico de ovos de Eurytomidae. A inserção do ovipositor deixa uma série de células com paredes danificadas, em que ocorre acúmulo de substâncias fenólicas típicas de cicatrização. Múltiplas oviposições podem ocorrer num mesmo botão floral, razão pela qual eventualmente todos os lóculos podem ser ocupados por galhas. Como as oviposições podem ser feitas em diferentes datas, pode-se encontrar num mesmo órgão diversas galhas em vários estágios de desenvolvimento.

As células da epiderme interna e da placenta começam a se desenvolver ao redor do ovo/larva, numa reação de encapsulação, em que se detecta hiperplasia e também compostos fenólicos, até que a câmara larval é fechada e ocorre a formação do tecido nutritivo. O tecido nutritivo está de acordo com o

apontado por BRONNER (1992) para galhas induzidas por Hymenoptera, acumulando gotículas lipídicas e com as células em distribuição radial (“filas isogênicas”, conforme MEYER & MARESQUELLE (1983)).

A galha dos frutos é resultante essencialmente de modificações de células do bordo da folha carpelar dos botões florais, envolvendo tecidos da epiderme interna, parênquima de preenchimento e da placenta. A ontogenia dos tecidos cecidogênicos aponta para uma reorganização tecidual resultante inicialmente da reação de encapsulação da planta contra o inseto. A partir da câmara larval, podem-se distinguir três zonas concêntricas: tecido nutritivo com acúmulo lipídico, parênquima de reserva e zona protetora com acúmulo de substâncias fenólicas seguido por lignificação. Na zona de proteção com fenólicos foram observados feixes xilemáticos antes mesmo do processo de lignificação intensa ser iniciado. A galha limita-se externamente com o epicarpo, que não é alterado, de forma que não há tecido de parênquima externo próprio da galha.

A descrição da anatomia e ontogenia da galha é relatada e discutida no capítulo 2. Dado o conhecimento de Eurytomidae inquilinos capazes de modificar a estrutura das galhas em que se encontram (ex. Bronner<sup>3</sup> e Garrigues *et al.*<sup>4</sup> *apud* MEYER, 1987), seria relevante realizar novos estudos para determinar se tais mudanças ocorrem neste sistema.

### 1.3.3. Registros e Intensidade de Ocorrência; Suscetibilidade da Planta Hospedeira

A galha dos frutos ocorre predominantemente nas plantas de *Psidium cattleianum* que crescem em localidades acima dos 600m, sendo que a prevalência de frutos parasitados em ambientes litorâneos é reduzida (capítulo 2). A resistência das populações do litoral pode ser devida a diversos fatores, inclusive o observado em *Psidium longipetiolatum* (capítulo 4), que envolve o aborto de botões infestados, claramente um mecanismo de defesa da planta. Dadas as diferenças de hábito e morfologia dos frutos observadas, existe também a possibilidade de que as plantas do litoral representem uma espécie distinta daquela encontrada no planalto, embora tanto os indivíduos analisados do Planalto quanto do Litoral cheguem a *P. cattleianum* na chave de LEGRAND & KLEIN (1977).

### 1.3.4. Perspectivas de Uso em Controle Biológico

Nos programas de controle biológico de plantas, é dada grande importância à monofagia ou oligofagia do inseto a ser introduzido como agente (GOEDEN, 1983). Insetos capazes de induzir galhas em plantas geralmente são herbívoros altamente especializados em termos de espécie de planta e órgão atacado (DREGER-JAUFFRET & SHORTHOUSE, 1992). Portanto, as galhas, principalmente quando são potentes como drenos metabólicos e afetam a vascularização da planta, podem ser consideradas possíveis agentes de controle biológico de grande eficácia (HARRIS & SHORTHOUSE, 1996).

---

<sup>3</sup> BRONNER, R. 1981. Observations on cynipid galls modified by inquiline larvae. *Cecidol. Internat.* 2: 53-61.

<sup>4</sup> GARRIGUES, R. *et al.* 1966. Exemple de déviation de la cecidogénese due à la présence d'ôtes secondaires dans une galle de cynipide. *Marcellia* 33: 143-147.

Existem alguns casos em que Chalcidoidea fitófagos foram utilizadas com sucesso nestes programas, como no caso de *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Froggatt) ("Pteromalidae", Ormocerinae) na África do Sul. Esta espécie oviposita em gemas vegetativas e florais de *Acacia*, impedindo seu desenvolvimento através da formação da galha (DENNILL, 1987, 1988); *Eurytoma attiva* Burks (Eurytomidae), que afeta sementes de *Cordia macrostachya* e *Cordia curassavica* (Boraginaceae), nas Ilhas Maurício (BURKS, 1958) e Malásia (SIMMONDS, 1980) e *Bruchophagus acaciae* (Cameron) (Eurytomidae) no controle de *Acacia* na África do Sul (HILL *et al.*, 2000). Estas espécies são apontadas como agentes eficazes diminuindo a produção de sementes. Vale lembrar que muitas vezes a definição de "espécie" em Chalcidoidea é obscurecida pela existência de espécies crípticas (GRISSELL & SCHAUFF, 1997), o que pode resultar em relatos de "espécies oligofágicas" quando na verdade se está referindo a um grupo de várias espécies monofágicas.

HILL *et al.* (2000) afirmam que agentes que diminuem a produção de sementes podem ser duplamente efetivos, diminuindo a infestação de novas áreas a curto prazo e exaurindo o banco de sementes a longo prazo. Tal afirmação pode se mostrar válida no caso de *P. cattleianum*, uma vez que o domínio da planta nos ambiente invadidos é resultado em parte de seu alto potencial reprodutivo (TUNISON, 1991), favorecido pela dispersão das sementes realizada principalmente por porcos selvagens (*Sus scrofa*) (DIONG, 1983). No entanto, dada a capacidade de reprodução vegetativa e regeneração da planta, outras formas de manejo deveriam ser realizadas paralelamente ao controle das reservas de sementes em liteira.

Não foi feito levantamento extensivo da ocorrência da galha induzida por *P. carpophaga* em espécies de valor econômico, como *Psidium guajava*, ou para determinar o grau de especificidade desta vespa enquanto parasita. Entretanto, sabe-se que os Eurytomidae fitófagos tendem a apresentar um grau razoável de especificidade (CLARIDGE & DAWAH, 1994) e, pelo observado, verificamos que os níveis de parasitismo numa espécie próxima, *Psidium longipetiolatum*, são muito baixos, se existentes (capítulo 4). Foi observada uma formação semelhante ocorrendo em *Psidium cinereum* Mart. ex DC. var. *cinereum*, mas induzida por *Prodecatoma petrodoma* DalMolin, Melo & Perioto.

Alguns dos aspectos levados em consideração quando é feita a avaliação do potencial de eficácia de um agente proposto para o uso em controle biológico foram reavaliados e discutidos por GOEDEN (1983). De acordo com este autor, as áreas em que há a ocorrência do agente em comparação à distribuição da planta é um indicativo de sua facilidade de estabelecimento nas áreas invadidas. Como observado no capítulo 3, a galha estudada é encontrada apenas em parte da distribuição estudada, apresentando maior prevalência e intensidade de infestação nas áreas de planalto que no litoral.

Finalmente, recomenda-se que se forem conduzidos futuros estudos de impacto de *Prodecatoma carpophaga* sobre *Psidium cattleianum*, os indutores sejam estudados separadamente de seus inquilinos e parasitóides, a fim de que a eficácia avaliada não possa ser subestimada, como relatado por HARRIS & SHORTHOUSE (1996).

## 2. ONTOGENIA DE GALHAS EM FRUTOS DE *Psidium cattleianum* SABINE (MYRTACEAE) INDUZIDAS POR *Prodecatoma carpophaga* DALMOLIN, MELO & PERIOTO (HYMENOPTERA, EURYTOMIDAE)

Galhas são uma forma de interação bastante particular entre herbívoros e plantas, em que os tecidos vegetais são utilizados tanto como alimento quanto como abrigo e, para tanto, sofrem diversas modificações induzidas pelo organismo invasor (FELT, 1940; MEYER, 1987; mas ver discussão em WILLIAMS, 1994). Tal tipo de interação é vista muitas vezes como contraditória, pois ao invés de transparecer uma situação condizente com a idéia clássica em que predador e presa disputam uma “corrida armamentista” (EDWARDS & WRATTEN, 1981; MELLO & SILVA-FILHO, 2002), interpreta-se que a planta esteja “absurdamente” abrigoando e alimentando seu próprio inimigo (FELT, 1940). Outras vertentes vêem estas estruturas não como resultado de um tecido vegetal “enganado” neste sentido, mas antes de tudo como uma reação por parte da planta à qual o indutor sobrevive e está adaptado para se beneficiar (MANI, 1992; REDFERN & ASKEW, 1992), caracterizando-se uma relação parasitária (SILVA *et al.*, 1995; capítulo 3). Este aspecto é reforçado também pelo fato de que o indutor modifica o fluxo de nutrientes da planta, sendo visto como um dreno destas substâncias (LARSON & WHITHAM, 1991).

Apesar de serem importantes para a compreensão das interações entre galhadores e plantas, os estudos de anatomia de galhas começaram a se sistematizar com o trabalho de MANI (1964), tornando-se freqüentes somente na década de 1980. No Brasil, tais estudos começaram a surgir na segunda metade da mesma década. Destes, praticamente todos foram realizados a partir de galhas em folhas (ex. ARDUIN *et al.*, 1989; ARDUIN *et al.*, 1991; KRAUS *et al.*, 1996; SOUZA *et al.*, 2000), dado que as galhas foliares são, de fato, mais comuns (MANI, 1964). No entanto, todos os órgãos vegetais podem ser afetados, embora estudos anatômicos nas galhas induzidas em outros sítios sejam raros. Trabalhos recentes sobre galhas em frutos referem-se a induções por Cecidomyiidae (Diptera) (LEPSCHI *et al.*, 1999; KOLESIK & CUNNINGHAM, 2000; IMAI & OHSAKI, 2004a e b), Lepidoptera (PASCARELLA, 1996), Coleoptera (PRONIER *et al.*, 1998) e Psyllidae (Hemiptera) (Sokhi & Kapil<sup>5</sup> *apud* IMAI & OHSAKI, 2004a), sendo que não foram localizados trabalhos recentes a respeito de galhas induzidas por Hymenoptera nestes órgãos.

Considerando os diversos organismos capazes de induzir galhas, existem poucos estudos anatômicos a respeito daquelas induzidas por Chalcidoidea. É apontada como padrão a tendência a serem estruturas sólidas e lenhosas, com numerosas câmaras superficiais e isoladas nos tecidos da parede externa (“córTEX”) de meristemas apicais de ramos e botões das plantas hospedeiras, embora existam exemplos de galhas induzidas em folhas, flores e raízes (MANI, 1964; DREGER-JAUFFRET & SHORTHOUSE, 1992). Especificamente a respeito de galhas induzidas por Eurytomidae, existem os trabalhos de KRAUS & TANOUE (1999) sobre galhas em raízes de *Cattleya*, sendo que a revisão dos poucos estudos anteriores pode ser encontrada em MANI (1964) e MEYER & MARESQUELLE (1983), todos eles com referências anteriores à década de 1950, muitas vezes com descrições restritas ao aspecto externo.

Este capítulo apresenta informações relativas à ontogenia da galha induzida por *Prodecatoma carpophaga* (Hymenoptera, Eurytomidae) em frutos de *Psidium cattleianum* (Myrtaceae).

<sup>5</sup> SOKHI, J. & KAPIL, R. N. 1984. Morphogenetic changes induced by *Trioza* in flowers in *Terminalia arjuna* I. androecium. *Phytomorphology* 34: 117-128.

SOKHI, J. & KAPIL, R. N. 1985. Morphogenetic changes induced by *Trioza* in flowers in *Terminalia arjuna* II. gynoecium. *Phytomorphology* 35: 69-82.

## MATERIAIS E MÉTODOS

O material com galhas foi coletado nos Mananciais da Serra (Piraquara – PR; 25°30' S, 48°59' W); frutos maduros em fevereiro de 2002 e os botões, flores e frutos jovens no ciclo seguinte, em dezembro de 2002. O material-controle foi obtido do arboreto Juvevê, na antiga sede da Escola de Florestas da Universidade Federal do Paraná, durante dezembro de 2002 e início de 2003. Os botões e flores foram fixados em FAA (JOHANSEN, 1940) e posteriormente transferidos para etanol 70%; os frutos foram preservados diretamente em etanol 70%.

Três tipos de procedimentos foram utilizados para preparo das seções histológicas: (1) desidratação em série etílica com infiltração e inclusão em historresina Leica [Leica Embedding Kit 7022 18500], segundo especificações do fabricante, com cortes de 7 $\mu$ m obtidos com micrótomo rotativo com navalha de aço e afixados à lâmina com água aquecida; (2) desidratação em série butílica com infiltração e inclusão em Paraplast® e cortes de 9 $\mu$ m afixados à lâmina com adesivo de Bissing e (3) cortes à mão livre, para preparação de lâminas semi-permanentes.

Para estudos anatômicos, as lâminas foram coradas com azul de toluidina (O'BRIEN *et al.* 1965) ou pela mistura safranina – azul de astra 1% (2:8) (BUKATSCH, 1972). Os tecidos vasculares foram analisados nestas mesmas lâminas, com safranina evidenciando o xilema, tendo sido realizadas preparações extras com azul de anilina 1% (JOHANSEN, 1940) para observação de calose (floema). Foram realizados os testes histoquímicos para evidenciação de substâncias fenólicas com cloreto férrico (JOHANSEN, 1940), para evidenciação de lipídios com Sudan III (SASS, 1951) e Sudan red (GAHAN, 1984), reagente de Lugol para evidenciação de amido (GAHAN, 1984) e floroglucina acidificada para lignina (JOHANSEN, 1940).

## RESULTADOS

A galha afeta as estruturas reprodutivas femininas da planta. A indução ocorre na fase de botão floral. Galhas em desenvolvimento podem ser encontradas já em flores pós-antese até em frutos imaturos; galhas maduras, em frutos em fase final de amadurecimento.

### Órgãos sadios.

A flor de *Psidium cattleianum*, típica de mirtáceas, apresenta ovário perígino, com 4 ou 5 lóculos contendo numerosos óvulos de placentação axial (fig. 1a), e placentas bilameladas divergentes. A parede do ovário apresenta epiderme externa uniestratificada, recoberta por cutícula, epiderme interna também uniestratificada e mesófilo formado por células parenquimáticas homogêneas de paredes delgadas contendo substâncias fenólicas que ocorrem em maiores concentrações nas 3-4 camadas mais externas (fig. 3). Nestas camadas distinguem-se também glândulas oleíferas (fig. 3 e 4). Feixes vasculares colaterais localizam-se nas camadas intermediárias e são envolvidos por endoderme com células de pequenas dimensões. Cristais de oxalato de cálcio e algumas esclereídes encontram-se dispersas em

meio às células do parênquima, sendo que há maior acúmulo de drusas nas camadas imediatamente adjacentes à epiderme interna do ovário (fig. 5, v. tb. fig. 12). No fruto sadio em desenvolvimento (fig. 1b), o epicarpo é uniestratificado, revestido por cutícula e as glândulas oleíferas permanecem com disposição e estrutura semelhantes às observadas no botão. O tecido de preenchimento é constituído por várias camadas de células parenquimáticas, em meio às quais distinguem-se numerosas esclereídes com paredes fortemente lignificadas (fig. 6) dispostas quase concentricamente (fig. 7). Além das esclereídes, são encontradas grande quantidade de substâncias fenólicas e cristais. As substâncias fenólicas podem se mostrar mais concentradas nas camadas mais externas ou se distribuírem por toda a extensão do parênquima. Os cristais são encontrados especialmente acompanhando os feixes vasculares e na epiderme interna do ovário. Ocorre um aumento no número de camadas de tecido parenquimático nos septos, envolvendo as sementes. O tegumento destas é formado por várias camadas de esclereídes dispostas em vários sentidos.

### Modificações cecidogênicas.

Podem-se distinguir no desenvolvimento da galha uma fase de indução, uma fase de crescimento e maturação e uma fase de senescência.

A indução ocorre quando a fêmea de *Prodecatoma carpophaga* introduz o ovipositor através da folha carpelar, atingindo o lóculo, e o ovo é depositado no interior deste. A passagem do ovipositor deixa uma reação de cicatrização evidenciada pelo acúmulo de substâncias fenólicas nos vacúolos das células adjacentes (fig. 8). O local de oviposição pode ser identificado externamente como um ponto oxidado no ovário ainda em fase de botão floral. O ovo é posicionado adjacente à epiderme adaxial, próximo ao bordo da folha carpelar, e afixado ao tecido vegetal por meio de um filamento. No local de fixação, percebe-se a necrose do tecido e cicatrização, com acúmulo de substâncias fenólicas (fig. 9). Após a eclosão da larva, as células proximais a ela apresentam hipertrofia e divisões em diversos planos, dando início à formação do parênquima da galha, onde também são detectadas substâncias fenólicas. As células que envolvem a larva são principalmente modificações da epiderme interna, mas também podem incluir células da placenta, do funículo e do parênquima de preenchimento.

O crescimento e a maturação da galha ocorrem em paralelo ao desenvolvimento do fruto. O englobamento total da larva leva à formação de uma câmara de dimensões reduzidas. O parênquima ao redor desta câmara torna-se hiperplásico, resultando em uma grande massa de células compactas, de pequenas dimensões, núcleos grandes e citoplasma denso. As 3-5 camadas celulares imediatamente adjacentes ao corpo da larva acumulam gotículas lipídicas, formando um tecido nutritivo típico (fig. 10, 11), com células dispostas linear e radialmente a partir da câmara larval. Não foi detectado acúmulo de substâncias nas células mais distais, que se caracterizam por paredes delgadas, vacúolos desenvolvidos, citoplasma e núcleos reduzidos, podendo apresentar cristais (fig. 12). Substâncias fenólicas estão presentes nas camadas mais externas da galha, estendendo-se até aquelas da superfície externa do fruto. As galhas formadas são predominantemente parenquimáticas, arredondadas e bem distintas ao redor de cada uma das larvas (fig. 14), podendo ser separadas com base na disposição dos feixes vasculares que são desviados em diversas orientações ao redor destas câmaras (fig. 13, 15, 16). No processo final de maturação, a zona parenquimática armazenadora de fenólicos desenvolve processo de lignificação, o qual ocorre centrifugamente, levando à formação de uma zona de proteção constituída por esclereídes com

numerosas pontoações simples (fig. 17, 18). O epicarpo não se altera significativamente com a formação da galha, estando as alterações mais marcantes restritas ao mesocarpo e ao endocarpo. As sementes abortadas aparecem colapsadas pelo desenvolvimento das diversas galhas (fig. 19). A galha madura, macroscopicamente, é constituída de um conjunto sem formato nem tamanho definido de câmaras esclerificadas. Estas câmaras são arredondadas, possuem aproximadamente 2mm de diâmetro e podem conter larvas cercadas pelo tecido nutritivo ou somente as larvas maduras envolvidas diretamente pelo esclerênquima. A galha limita-se externamente com o epicarpo, que não se mostra alterado.

A galha é considerada senescente quando, após a queda do fruto, encontra-se intensamente lignificada e o parênquima nutritivo, totalmente consumido pela larva. A parte carnosa do fruto se decompõe na liteira durante o inverno, expondo as sementes e a galha; os tecidos da galha são invadidos por fungos endofíticos (fig. 20) e os adultos de *Prodecatoma carpophaga* emergem após o início da primavera, quando a planta está novamente formando botões florais.

## DISCUSSÃO

A galha induzida por *Prodecatoma carpophaga* provoca modificações em praticamente todo o fruto, exceto no epicarpo. Os ovos são colocados nos lóculos, em contato com a epiderme interna, placenta ou funículo do ovário e são os tecidos destas partes que apresentam essencialmente a resposta cecidogênica. A estrutura geral observada nos órgãos reprodutivos sadios está de acordo com o descrito por LEGRAND & KLEIN (1977) sobre botões e flores e por LANDRUM & SHARP (1989) sobre sementes. De acordo com MANI (1964), as galhas em frutos devem ser resultado de um estímulo cecidogênico no fruto imaturo. Assume-se que esse estímulo deva ocorrer após a polinização da flor e fertilização do ovário, pois desta forma o galhador evitaria ovipositar em órgãos que teriam maiores chances de serem abortados; no entanto, neste caso, a indução ocorre ainda na fase de botão floral, ou seja, antes de ocorrer a fecundação do órgão reprodutivo.

Considerando as classificações baseadas na estrutura morfológica externa, que segundo MEYER & MAREUELLE (1983) e DREGER-JAUFFRET & SHORTHOUSE (1992) são de auxílio considerável na caracterização de galhas embora sejam muito artificiais, o único termo aplicável nesta situação é o conceito de "fruit galls" de FELT (1940), que define toda galha que envolva tecidos relacionados ao fruto, seja ele pericarpo ou semente. Se aplicada a classificação morfogenética de Küster<sup>6</sup> (*apud* ROHRITSCH, 1992), uma galha induzida por insetos deveria ser considerada tipicamente histióide (derivada da proliferação de células que levam à formação de um novo 'órgão') e prosoplasmática (forma e tamanho regular, com tecidos diferenciados). No entanto, no caso dos frutos analisados, eles externamente podem aparentar ser "normais", sendo que, a não ser que a reorganização tecidual que origina cada unidade de galha seja considerada um novo órgão, este conceito deve ser utilizado com cautela. Nenhum dos tecidos formados difere daqueles que o vegetal já produz normalmente.

Quanto às interações, inicialmente a galha pode ser interpretada como uma reação contra um corpo estranho por parte da planta (acúmulo de substâncias fenólicas e envolvimento do galhador pelas células). Depois, o galhador aparentemente estabelece o controle sobre a organização dos tecidos formados ao seu redor, redirecionando os vasos condutores, induzindo a formação do tecido nutritivo e

---

<sup>6</sup> KÜSTER, E. 1911. Die Gallen der Pflanzen. S. Hirzel, Leipzig.

desenvolvendo, finalmente, o tecido de proteção mecânica. MANI (1964, 1992) vê as galhas como o produto de uma reação ativa de crescimento da planta em resposta às atividades alimentares do organismo indutor, sendo que os padrões de desenvolvimento do tecido cecidogênico se sobrepõem aos padrões de desenvolvimento morfológico normal sem, no entanto, suprimi-los totalmente. A interação dos dois resultaria no padrão de desenvolvimento que define as características da galha. Assim, o crescimento e eventual encapsulamento dos indutores envolve uma reação de rejeição pelo tecido da planta. Esta linha de raciocínio foi chamada de “hipótese de proteção da planta” por PRICE *et al.* (1986) e confronta-se com a interpretação geralmente pela cecidologia clássica, segundo a qual os galhadores são responsáveis pela determinação das características da galha, ou seja, não estimulam simplesmente a formação de massas amorfas de parênquima, mas controlam o crescimento e a diferenciação dessas células e direcionam sua morfogênese a estruturas estranhas à planta hospedeira, formadas somente para o benefício do indutor, exceto em casos como os da polinização de *Ficus* por Agaonidae (REDFERN & ASKEW, 1992; WILLIAMS, 1994). O argumento dado para rejeitar a hipótese a respeito das defesas da planta seria que as características da galha são constantes para as espécies indutoras e não os vegetais; portanto, a galha seria vista como um “fenótipo estendido” (extensão do fenótipo) do galhador (STONE & COOK, 1998). Esta visão vem das observações de que muitas vezes a galha não se desenvolve sem a presença da larva fitófaga. No entanto, Rohfritsch<sup>7</sup> *apud* MANI (1992) relata o desenvolvimento de galhas sem a presença contínua do indutor, o que significa que estas estruturas nem sempre são dependentes unicamente do estímulo da larva. Dada a natureza das reações aqui relatadas, podemos inferir que a presença do indutor gera mudanças fisiológicas no ambiente celular ou tecidual que provocam as respostas cecidogênicas na planta (que são características de rejeição), às quais o inseto fitófago sobrevive por apresentar características que permitem que ele se desenvolva. Poderia-se falar, então, de um fenótipo resultante da interação entre dois genótipos, e não somente da extensão do fenótipo do indutor, uma vez que as características da galha são dependentes tanto de um quanto de outro.

Ainda levando em consideração as hipóteses sobre o valor adaptativo das galhas para o inseto indutor (PRICE *et al.*, 1986, 1987) e a morfologia da galha (STONE & SCHONROGGE, 2003), a “hipótese da nutrição” também pode ser levada em consideração neste sistema, no sentido de que menos compostos de defesa são encontrados no tecido da galha que será consumido pela larva em relação aos demais.

O tipo de reserva detectada é lipídica. No entanto, são discutíveis as razões pelas quais se acumulam lipídios e não outros compostos: tradicionalmente, é apontado que galhas de Hymenoptera se caracterizam pelo tecido nutritivo com alto teor de lipídios (MEYER & MAREQUELLE, 1983; BRONNER, 1992), mas pode haver a relação com o tipo de substância armazenada pela planta hospedeira (R. M. S. ISAIAS, com. pess.). MOURA (2003) encontrou lipídios em galhas de Cecidomyiidae (Diptera), cujo padrão é o acúmulo de carboidratos, em *Lantana camara* (Verbenaceae), planta tipicamente produtora/armazenadora de óleos essenciais e terpenóides não voláteis. Myrtaceae, como *Psidium cattleianum*, têm como característica estruturalmente marcante a presença de glândulas oleíferas, observáveis nas camadas adjacentes à epiderme externa. Assim, a formação de tecido nutritivo armazenador de lipídios também pode ser interpretada como uma extensão do fenótipo da planta presente na galha. BRONNER (1992) afirma ainda que em tecidos nutritivos de Cynipidae (Hymenoptera) existe um gradiente de amido inversamente proporcional ao de lipídios (isto, é, um acúmulo de amido maior nas camadas de células parenquimáticas distais à câmara larval). No modelo estudado, não foi detectado amido em nenhuma das camadas celulares.

---

<sup>7</sup> ROHFRTSCH, O. 1971. Développement cécidien et role du parasite dans quelques galles d'arthropodes. **Marcellia** 37: 233-239.

MANI (1964) aponta como tendência nas galhas de Chalcidoidea a rigidez dos tecidos formados, a textura lenhosa e o grande número de câmaras larvais envolvidas por esclerênquima. Contudo, a galha em questão não deveria ser interpretada como uma única formação plurilocular; mas como várias câmaras (galhas) que se desenvolvem paralelamente e ao final da maturação podem acabar se unindo (pela coalescência dos tecidos mecânicos formados ao redor de cada uma delas) ou não. Podem ocorrer múltiplas oviposições em um mesmo fruto, i.e. um fruto pode apresentar “n” galhas. Assim, podemos considerar cada câmara como sendo uma galha, diferentemente das galhas politálamas de Cynipidae.

Em relação às características da galha madura, DREGER-JAUFFRET & SHORTHOUSE (1992) afirmam que as galhas induzidas por Chalcidoidea ocorrem em diversos órgãos, mas que existe uma tendência a serem relacionadas a sementes e não é rara a comparação entre a larva e o embrião da semente. A grosso modo, esta comparação seria possível no sistema estudado, se for levado em conta que a galha está redirecionando recursos que estariam normalmente sendo alocados para o embrião. Esta afirmação baseia-se na observação de que durante o desenvolvimento destes tecidos lignificados, parte dos tecidos vasculares do fruto é redirecionada para as câmaras larvais, como também foi constatado por MEYER & MARESQUELLE (1983). O fruto com galhas apresenta vascularização diferente daquela proposta em VOLGIN & STEPANOVA (2002) e das tendências apontadas por SCHMID (1972) para órgãos reprodutivos sadios, e no início do amadurecimento das galhas foram detectados feixes vasculares circundando cada galha e se ramificando sobre ela (fig. 15 e 16). Feixes xilemáticos ainda podem ser observados entre as esclereídes da camada externa da galha madura.

A presença de substâncias fenólicas nas regiões que delimitam a galha pode estar relacionada à formação da zona protetora, como é comum em galhas de Cynipidae. Estas substâncias, detectadas nas galhas em estágios iniciais, estariam relacionadas à defesa da planta, e nos estágios mais avançados de amadurecimento podem estar relacionadas ao processo de lignificação da galha. É discutível a eficiência deste acúmulo de fenólicos como “zona protetora”, porque alguns inquilinos desta galha que não o indutor realizam a oviposição enquanto a galha é constituída apenas pela massa inicial de parênquima, tendo sido registradas fêmeas de Torymidae fazendo a oviposição em frutos verdes, possivelmente quando a lignificação já estava em estágio mais adiantado. Substâncias fenólicas são normalmente vistas como detentores de herbivoria, comuns em frutos imaturos, mas podem ser formadas também pela planta como resposta ao estresse oxidativo, o que ocorre em *P. cattleianum*, assim como em outras mirtáceas. O estresse em questão pode estar sendo provocado pela presença dos parasitas, que potencializam esta via por aumentar a demanda dos tecidos por oxigênio. Os precursores da lignina poderiam estar sendo utilizados na galha como uma espécie de zona protetora, mas considerando a quantidade de fenólicos que já existe no órgão sadio e que tecido lignificado semelhante existe na semente, estas substâncias não necessariamente foram induzidas “de novo”. Então, pode-se interpretar a presença de compostos fenólicos como redutores de palatabilidade nas galhas jovens e depois, em função da reação dos tecidos ao ambiente formado pelo galhador, a lignificação atuaria como defesa mecânica após a maturação e decomposição do fruto.

Outra característica da galha estudada é a presença de cristais no parênquima de preenchimento analisado, fenômeno pouco registrado nos estudos de sistemas galhador – planta (FERNANDES *et al.*, 1990). Apesar disso, cristais são comuns nos órgãos sadios de *Psidium cattleianum*, denotando mais um caráter da planta potencializado pelo galhador.

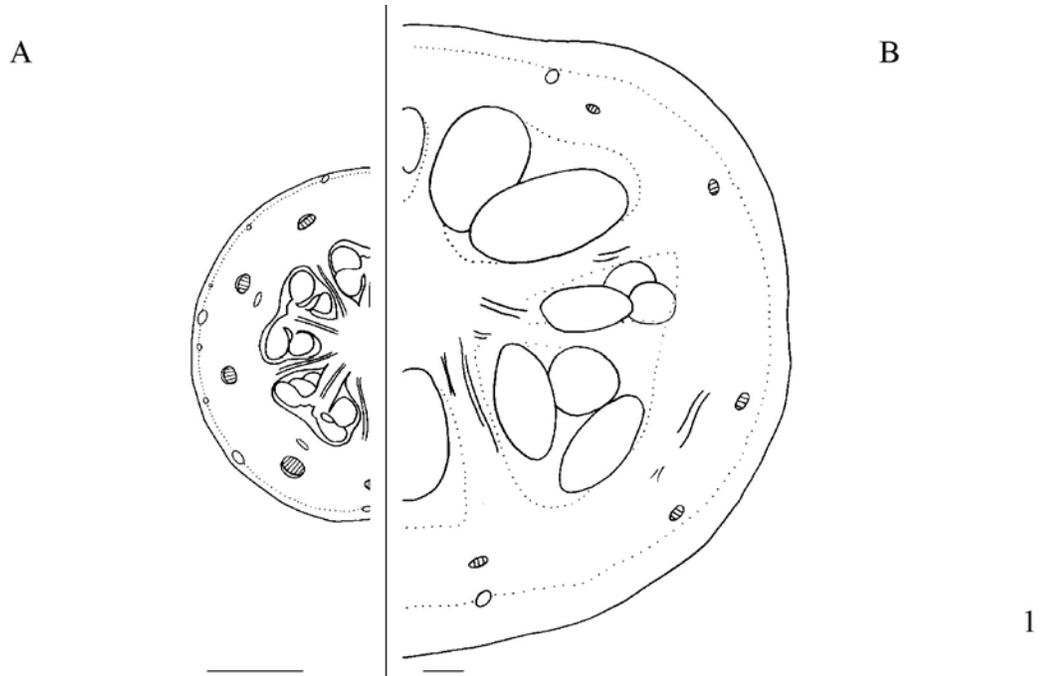
Para concluir, deve ser considerada a questão do impacto da galha sobre a planta hospedeira. Como os órgãos reprodutivos são temporários e muitas vezes vistos eles próprios como drenos de recursos (LEE, 1988), possivelmente não há impacto imediato acentuado sobre o indivíduo infestado. No

entanto, ocorre um decréscimo sensível na quantidade de sementes produzidas por fruto (capítulo 3), além do acúmulo de lipídios no tecido nutritivo, o que permite inferir que a nutrição do galhador é realizada às custas de recursos que deveriam ser alocados para novos embriões nas sementes. Assim, o impacto é indireto, afetando a próxima geração esporofítica da planta hospedeira.

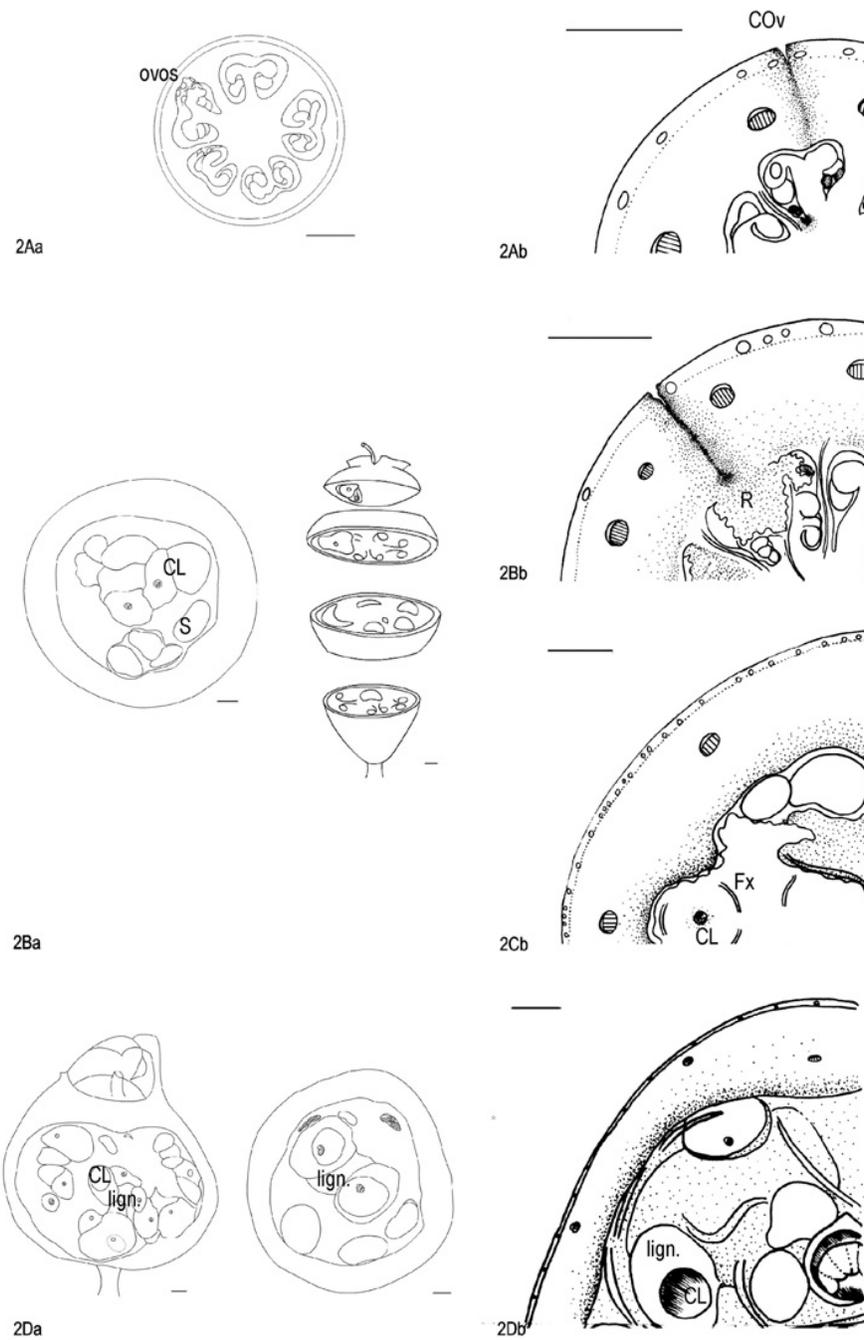
### Considerações finais.

A presente análise sugere que o potencial genético do hospedeiro pode ser limitante para a expressão morfológica da galha, pelo menos no nível microscópico, embora as análises comparativas tendam a apresentar maior correspondência com a filogenia dos indutores que com a da planta (STERN, 1995; CRESPI *et al*, 1997; STONE & COOK, 1998; STONE & SCHONROGGE, 2003). Poderia-se sugerir que as características no nível microscópico apresentam significado histórico (referente às características da planta hospedeira), enquanto no nível macroscópico estas características podem estar respondendo a pressões seletivas que atuam mais fortemente sobre o galhador, tais como a presença de inimigos naturais.

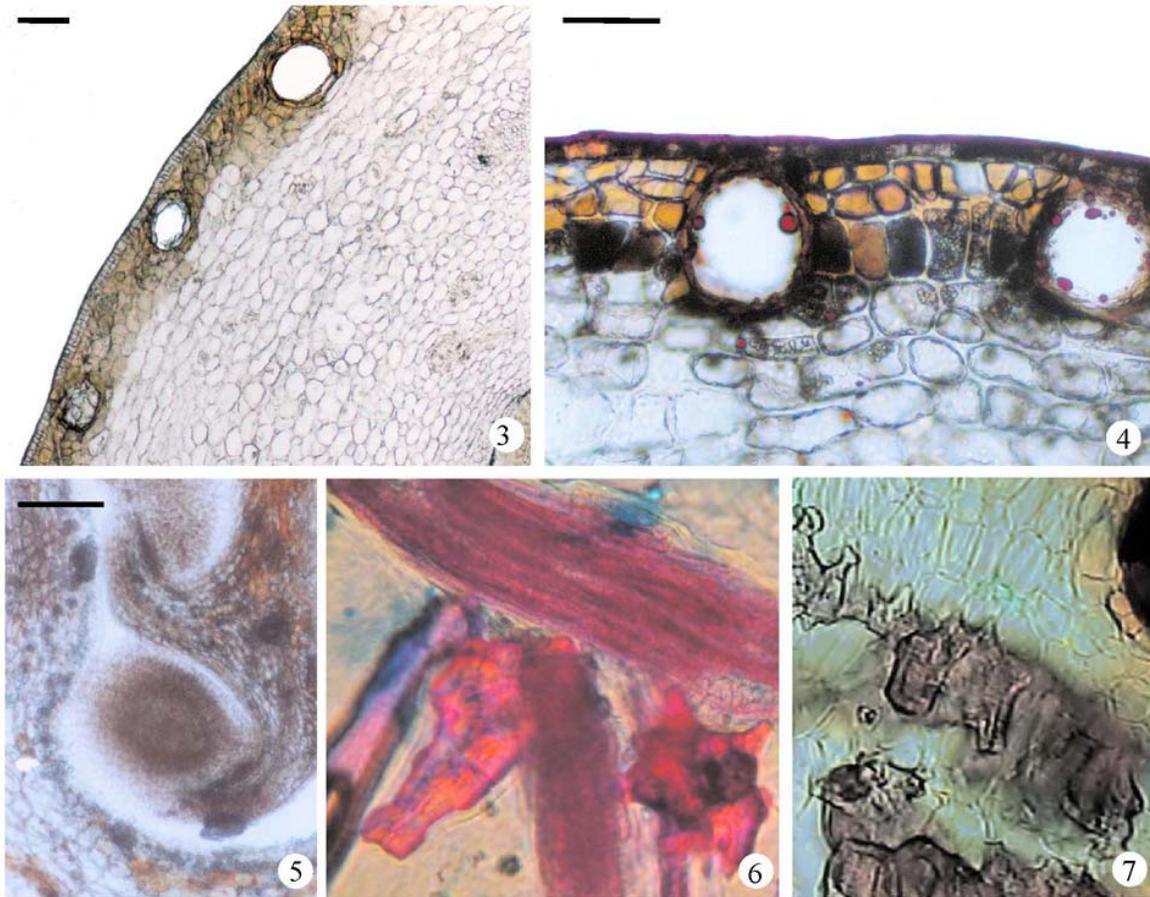
Outro aspecto interessante de ser ressaltado, com respeito às diversas técnicas utilizadas, foi que os resultados mais satisfatórios no estudo da anatomia da galha foram obtidos com a combinação de azul de astra e safranina, especialmente sobre os cortes feitos a mão livre. O fruto verde, as sementes e a galha formada em *Psidium cattleianum* apresentam tecidos rígidos e esta coloração permite distinguir facilmente células com paredes lignificadas, o que foi importante para a compreensão da estrutura da galha em seus diversos estágios de desenvolvimento. Métodos de coloração semelhantes têm sido demonstrados como eficientes no uso com este mesmo propósito em outros estudos anatômicos (VAZQUEZ-COOZ & MEYER, 2002), incluindo o acompanhamento de processos como a deslignificação da madeira por ação de fungos (SREBOTNIK & MESSNER, 1994).



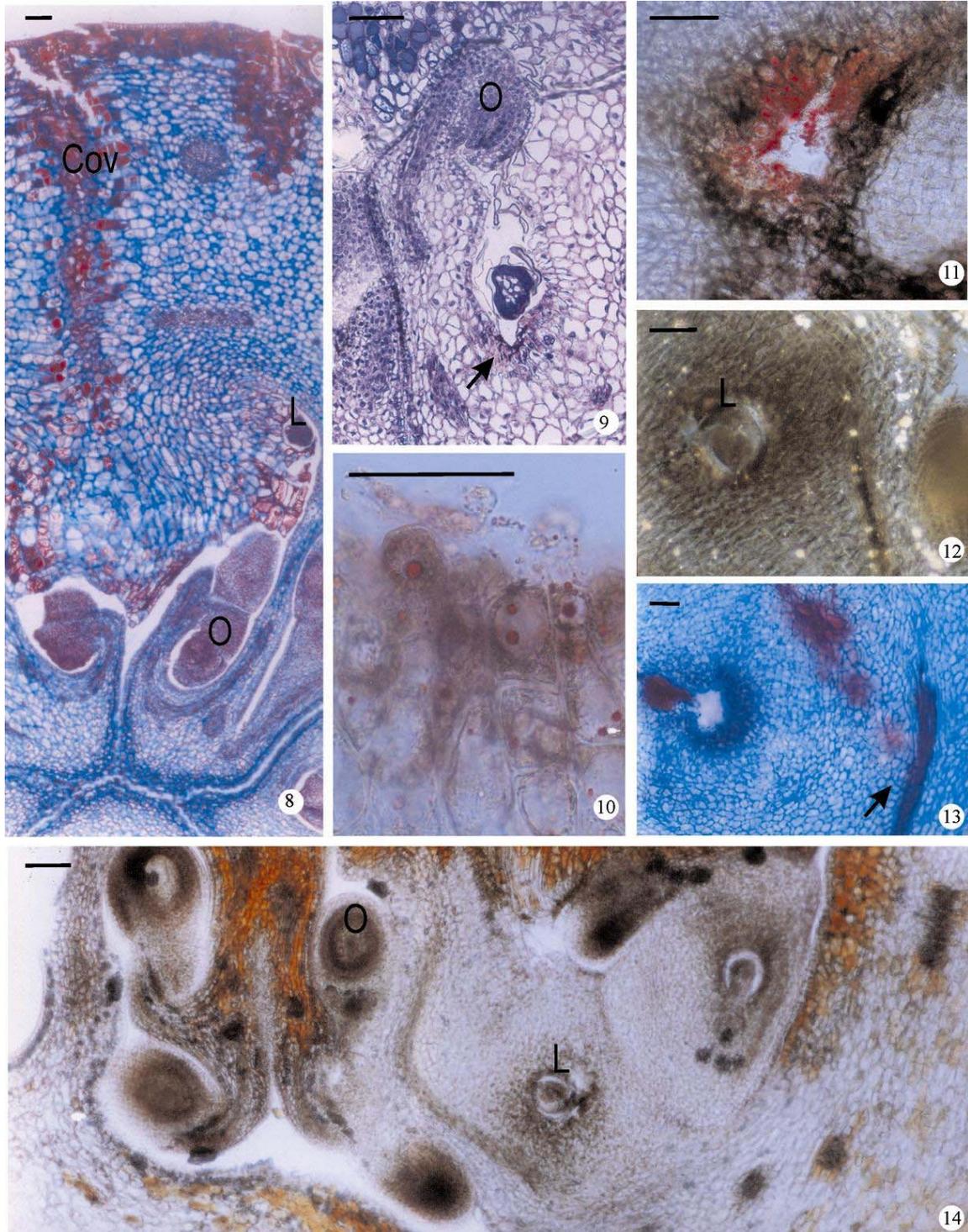
PRANCHA. 2.1. CORTES TRANSVERSAIS DE ESTRUTURAS REPRODUTIVAS SADIAS; 1A. BOTÃO FLORAL; 1B. FRUTO.  
BARRAS = 1cm.



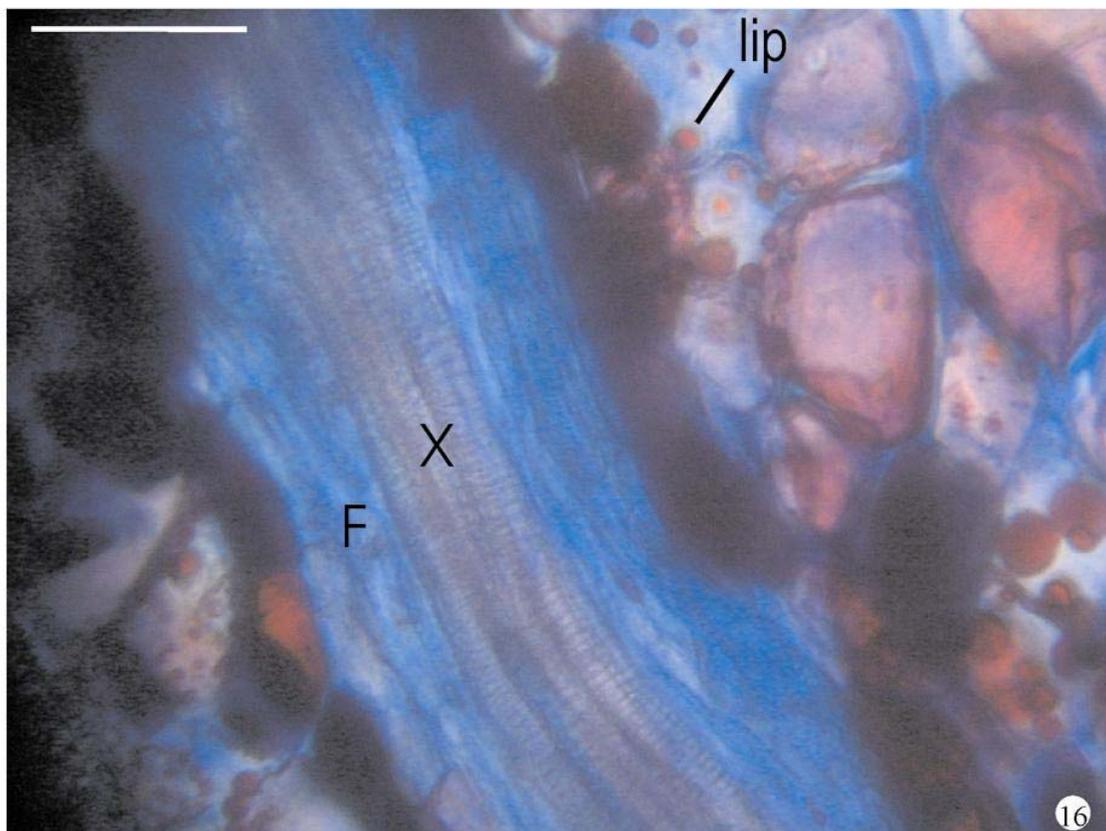
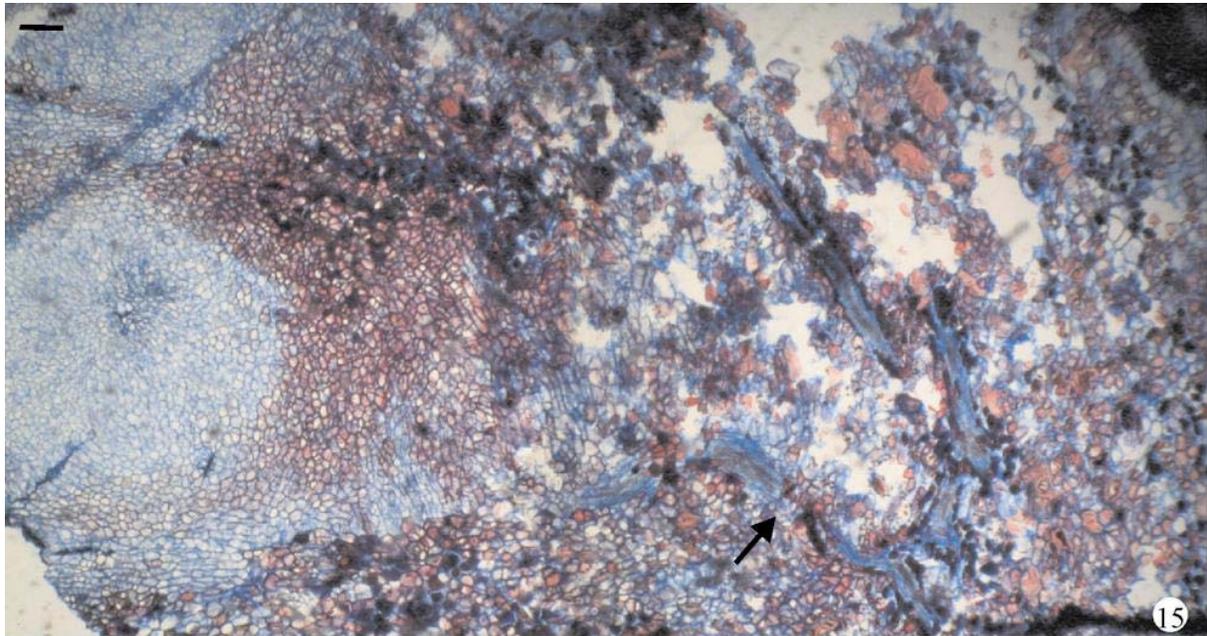
PRANCHA 2.2. ÓRGÃOS AFETADOS PELA GALHA. 2A. FASE DE INDUÇÃO; 2B. INÍCIO DA FASE DE DESENVOLVIMENTO; 2C. FINAL DA FASE DE DESENVOLVIMENTO; 2D. GALHA MADURA. (A) COMO VISTO MACROSCÓPICAMENTE; (B) ILUSTRAÇÃO ESQUEMÁTICA DAS LÂMINAS. CL, CÂMARA LARVAL; COV, CANAL DA OVIPOSIÇÃO; FX, FEIXES VASCULARES; LIGN., ZONA DE PROTEÇÃO LIGNIFICADA; O, ÓVULO; R, REAÇÃO; S, SEMENTES. BARRAS = 1mm.



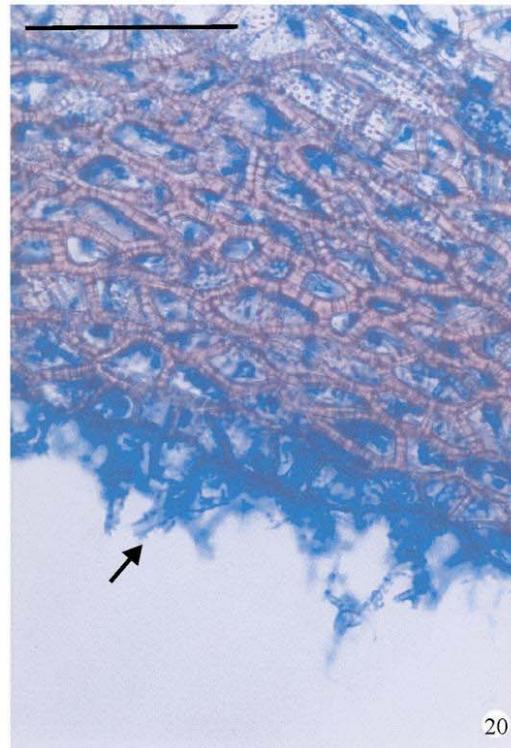
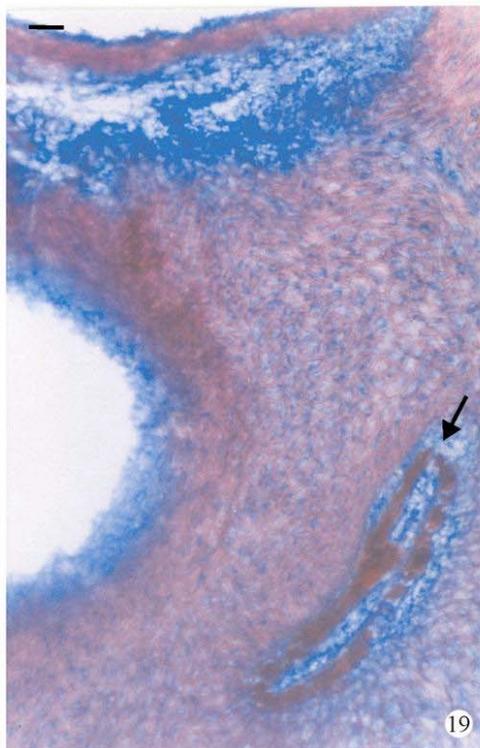
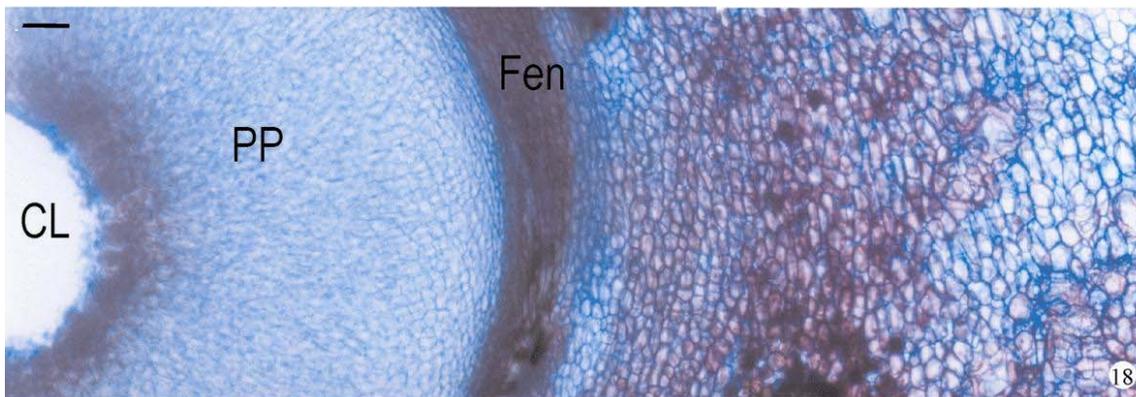
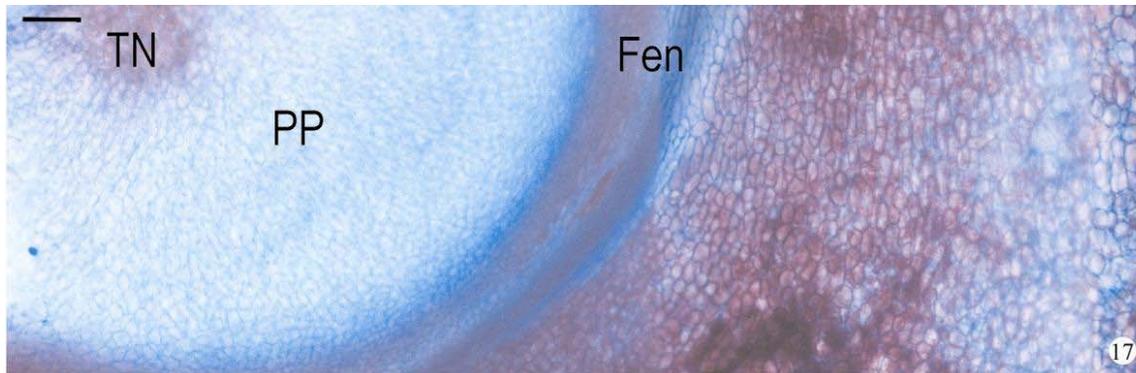
PRANCHA 2.3. CAMADAS EXTERNAS DO BOTÃO FLORAL; CAMADAS EXTERNAS COM COMPOSTOS FENÓLICOS EVIDENCIADAS COM CLORETO FÉRRICO. FIG. 4. DUTOS OLEÍFEROS NO BOTÃO FLORAL; TESTE DE SUDAN RED, GOTÍCULAS LIPÍDICAS EM VERMELHO. FIG. 5. DISTRIBUIÇÃO DE CRISTAIS DE OXALATO DE CÁLCIO EM CAMADAS ADJACENTES AO ENDOCARPO. FIG. 6. ESCLEREÍDES. FIG. 7. DISPOSIÇÃO DE ESCLEREÍDES NO PARÊNQUIMA DE PREENCHIMENTO DO FRUTO. BARRA = 100 $\mu$ m.



PRANCHA 2.4. FIG. 8. CORTE DO BOTÃO FLORAL COM OVIPOSIÇÃO; GALHA EM ESTÁGIO INICIAL. FIG. 9. LARVA PRÓXIMA A ÓVULO; NOTAR NECROSE DO TECIDO ADJACENTE (SETA). FIG. 10. TECIDO NUTRITIVO COM GOTÍCULAS LIPÍDICAS (SUDAN RED). FIG. 11. TECIDO NUTRITIVO (SUDAN RED) AO REDOR DA CÂMARA LARVAL. FIG. 12. CRISTAIS NO TECIDO PARENQUIMÁTICO DA GALHA SOB LUZ POLARIZADA. FIG. 13. GALHA EM INÍCIO DE PROCESSO DE AMADURECIMENTO, COM VASOS DE XILEMA EM MEIO AO PARÊNQUIMA. FIG. 14. DUAS GALHAS FORMADAS NO LÔCULO, FINAL DO PERÍODO DE CRESCIMENTO. NOTAR PRESENÇA DE CRISTAIS NAS PAREDES DOS LÔCULOS E TAMBÉM NO PARÊNQUIMA DA GALHA. L, LARVA; COV, CANAL DE OVIPOSIÇÃO; O, ÓVULO. Barras = 100  $\mu$ m.



PRANCHA 2.5. FIG. 15. REDIRECIONAMENTO DOS FEIXES VASCULARES. A SETA INDICA UM FEIXE PENETRANDO NA GALHA. FIG. 16. DETALHE DO FEIXE. NOTAR GOTÍCULAS LIPÍDICAS PRÓXIMAS. X, XILEMA; F, FLOEMA. COLORAÇÃO: AZUL DE ASTRA E SAFRANINA. BARRAS = 100  $\mu$ m.



PRANCHA 2.6. FIG. 17. GALHA EM PROCESSO DE AMADURECIMENTO. OBSERVAR QUE APARECEM DUAS ZONAS DISTAIS DE PROTEÇÃO MECÂNICA. FIG. 18. IDEM, COM UMA ÚNICA CAMADA DE PROTEÇÃO JÁ LIGNIFICADA. FIG. 19. GALHA SENESCENTE. NOTAR SEMENTE ABORTADA (SETA). FIG. 20. DETALHE DA PAREDE DA GALHA SENESCENTE, MOSTRANDO INVASÃO POR FUNGOS ENDÓFITOS (SETA). CL, CÂMARA LARVAL; PP, PARÊNQUIMA DE PREENCHIMENTO; TN, TECIDO NUTRITIVO; FEN, FENÓLICOS (INCLUINDO LIGNINA). BARRAS = 100  $\mu$ m.

### 3. ESTUDO COMPARATIVO DAS INFESTAÇÕES DE *Psidium cattleianum* SABINE (MYRTACEAE) PELA GALHA DOS FRUTOS [E VESPAS RELACIONADAS] NO PRIMEIRO PLANALTO E LITORAL PARANAENSES

*Psidium cattleianum* Sabine é uma árvore de pequeno porte típica da “zona da mata pluvial da encosta atlântica”, heliófita e higrófito, de grande tolerância a variações ambientais, e portanto de distribuição ampla, em diversos habitats: restingas, terrenos úmidos, capoeiras, beira de regatos, beira de estradas e matas semidevastadas, e, mais raramente, em capoeirões e matas primárias altas. Pode ser encontrada também no planalto, em matas ciliares, campos sujos e arbustivos, brejos, orlas de capões e pinhais (LEGRAND & KLEIN, 1977; TUNISON, 1991).

Sabe-se que as galhas, devido à sua alta concentração de nutrientes e grau de exposição, podem abrigar microcomunidades complexas, especialmente as induzidas por Hymenoptera (WIEBES-RIJKS & SHORTHOUSE, 1992). A galha dos frutos que afeta a planta foi estudada pela primeira vez por COSTA-LIMA (1916), que indicou como espécie indutora *Prodecatoma spermophaga*, juntamente duas outras espécies. Outros trabalhos subseqüentes também mencionam a presença de *P. spermophaga* como indutora (capítulo 1). No entanto, nos estudos mais recentes, DALMOLIN (2003) relacionou três espécies do gênero *Prodecatoma*, uma de *Sycophila* e duas de *Torymus* à galha, sendo que *P. spermophaga* não foi referida como indutora e sim como inquilina, e a indução foi atribuída a *P. carpophaga* DalMolin, Melo & Periotto. Como os relatos de COSTA-LIMA (1916) envolvem material do Rio de Janeiro, realizamos amostragens até o litoral Paranaense com o objetivo de realizar estudos comparativos a respeito das espécies envolvidas e a ocorrência da galha, e verificar se haveria maior semelhança do material encontrado no Rio de Janeiro com a fauna do litoral Paranaense.

A determinação de diferentes níveis de infestação nas áreas de distribuição da planta hospedeira é um dado relevante não somente para o conhecimento ecológico puro, mas também apresenta implicações nos programas de controle biológico da planta hospedeira (capítulo 1). Diferentes níveis de infestação em ambientes similares e/ou próximos podem ser reflexo de diversos fatores, como variações temporais no ciclo da planta, variações na suscetibilidade devido ao vigor dos indivíduos, concentrações de substâncias secundárias e outros mecanismos que conjuntamente são chamados de mecanismos de resistência e defesa da planta (MASCHINSKI & WHITHAM, 1989; HARTLEY & JONES, 1997), além de variações nos padrões de ataque do próprio inseto (SCHOONHOVEN *et al.*, 1998, cap. 7). Sob os aspectos ecológicos, uma vez que os organismos galhadores obtêm abrigo e alimento da planta, na maioria das vezes com o prejuízo da planta, caracteriza-se uma relação de parasitismo conforme RICKLEFS (1990). Partindo desta premissa, alguns dos descritores quantitativos utilizados em parasitologia (BUSH *et al.*, 1997) foram adaptados a fim de caracterizar as infestações por galhas em frutos de *P. cattleianum* em três localidades do Primeiro Planalto e duas do Litoral Paranaense. Procurou-se também quantificar o impacto dessas infestações sobre a capacidade de reprodução das plantas, quando aplicável.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Áreas de estudo.

As amostragens foram realizadas nas seguintes localidades:

- a) Estância Betânia, Colombo (25°19'S, 49°08'W, 1025m) ("Colombo"). Área privada em região de Floresta Ombrófila Mista (floresta de araucárias). Árvores de 2m de altura até cerca de 10m; foram utilizadas em projeto de reflorestamento da área, juntamente com *Psidium longipetiolatum*. O hábito destas árvores altas lembra o das imagens das áreas invadidas por *P. cattleianum* onde ele foi introduzido como planta exótica: os troncos tendem a ser altos e estreitos e as plantas crescem muito próximas umas das outras, manifestando também reprodução vegetativa.
- b) Mananciais da Serra, Piraquara (25°30'S, 48°59'W, 905m) ("Mananciais"). Área de transição entre floresta de araucárias e floresta atlântica. Árvores baixas, raramente ultrapassando os 3m de altura, crescendo ao longo da estrada e em clareiras.
- c) Rio Capivari, Campina Grande do Sul (25°05'05S, 48°48'09W, 648m) ("Capivari"). Área de floresta atlântica, com ocupação humana. Árvores de pequeno porte (áreas abertas) a grande (na floresta), às margens da estrada, e ocorrendo concomitantemente com *P. longipetiolatum*.
- d) Rio Guaraguaçu, Ponta do Poço, Pontal do Paraná (aprox. 25°40'S, 48°25'W, ~10m) ("Guaraguaçu"). Área de restinga; plantas de porte arbustivo a árvores baixas de até 2m.
- e) Região dos balneários de Barra do Sai/Coroados, Guaratuba – PR a Itapoá – SC (25°57'46S – 26°01'36S; 48°35'49W – 48°37'53W, 16 a 20m) ("litoral Sul"). Regiões de restinga, com plantas de porte arbustivo a árvores baixas de até 2m, exceto por um ponto de coleta, em que se localizam árvores de grande porte, às margens da rodovia.
- f) Estação experimental do Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR), Morretes, Paraná. (25°30'33S, 48°48'30W, 64m) ("Morretes"). Árvores de grande porte ocorrem em meio à vegetação de floresta atlântica e acompanhando as áreas de experimento.

### Coleta e amostragem de frutos.

Coletas prévias de amostras foram realizadas em 2001 (Colombo) e 2002 (Colombo e Piraquara) para fins de acompanhamento da emergência dos insetos adultos.

Nas localidades de Colombo, Piraquara e Guaraguaçu foram realizados, em março e abril de 2003, dois tipos de amostragem aleatórias: uma coleta massal de frutos com o objetivo de obter galhas para o acompanhamento de emergência de adultos (ver próximo item) e coletas de cinco a dez frutos por árvore, mantidos em recipientes separados, para análise da infestação. Nas localidades de Capivari e Morretes as coletas foram realizadas em dezembro de 2003/ janeiro de 2004 e março de 2004, respectivamente. Uma segunda coleta de frutos no Guaraguaçu também foi realizada em março de 2004. Não foi possível computar os dados a partir de frutos do Litoral Sul, uma vez que a visita realizada em dezembro de 2003 permitiu obter apenas exsicatas, botões e uma quantidade ínfima de frutos, sendo que posteriormente não foi possível o acesso às áreas de restinga.

### Acompanhamento das emergências de vespas.

Parte dos frutos coletados foi mantida em recipientes ou vasos com terra misturada a vermiculita, cobertos com xaxim, dentro de uma gaiola de vidro coberta com uma tampa de voal. À medida que as vespas emergiam, eram recolhidas com auxílio de aspirador entomológico.

### Tabulação dos dados.

Foi tabulado o número de frutos infestados para todas as amostras coletadas. Para os levantamentos de 2003 de Colombo, Mananciais e Guaraguaçu, foram amostradas em separado respectivamente 8, 17 e 10 árvores, com uma média de 8 (mínimo 5, máximo 11) frutos por amostra. Estes frutos foram abertos em laboratório para serem registrados o número de sementes, o número de câmaras larvais (unidades de galha) e, nas localidades do Primeiro Planalto, também o diâmetro dos frutos. Para efeito de comparação, o mesmo foi realizado com as amostras de Capivari, embora tenha sido possível amostrar apenas 3 árvores, dada a escassez de formação de flores e frutos pelas árvores da região, sendo que apenas uma delas foi representada com uma amostra de 38 frutos. Não foi possível quantificar o número de câmaras por fruto das amostras do litoral (Guaraguaçu e Morretes em 2004), dada a necessidade de manutenção destas galhas para a emergência de adultos, de modo que apenas uma tabulação geral de frutos infestados pelo total analisado foi feita para que os valores pudessem ser incluídos nas análises. Desta forma, as amostras totalizaram 45 frutos do Capivari, 76 de Colombo, 94 dos Mananciais, 358 do Guaraguaçu e 119 de Morretes. Os dados brutos destas contagens encontram-se no apêndice deste capítulo (3.1 a 3.6).

### Análise dos dados.

A caracterização do parasitismo dos frutos foi feita com base nas prevalências (porcentagem de frutos infestados no total analisado), intensidade (número de unidades de galha por fruto infestado) média e mediana e agregação, conforme definições de BUSH *et al.* (1997).

Prevalências são indicativos de presença ou ausência numa amostra e não refletem o número de unidades de galha encontradas. Diante da impossibilidade de relatar a intensidade de infestação para cada fruto (apêndice 3.x), optou-se por indicar tanto o valor médio quanto o mediano das intensidades por localidade. Tendo-se em vista que as intensidades médias são muito afetadas pelos valores máximos obtidos (freqüentemente apresentados por uma quantidade muito pequena de frutos), são fornecidos também os valores medianos, uma vez que estes dividem as amostras em 50% valores superiores e 50% valores inferiores, podendo ser interpretados como níveis típicos de infestação (RÓZSA *et al.*, 2000). Duas medidas de agregação são fornecidas: a razão variância/média e o índice de discrepância (D) de POULIN (1993). Embora a razão variância/média seja o valor mais comum utilizado como medida de agregação nos trabalhos de parasitologia, apresentando valores diretamente proporcionais à agregação, o índice D é de interpretação mais simples, pois é resultado da diferença entre a distribuição observada dos parasitas e uma distribuição hipotética ideal em que todos os hospedeiros apresentariam o mesmo número de parasitas, sendo apresentado como valores entre 0 (para distribuições uniformes) e 1 (para distribuições totalmente agregadas).

As comparações entre os valores encontrados para cada localidade foram realizadas através de testes estatísticos não-paramétricos, dada a variação encontrada na quantidade de frutos disponíveis para coleta.

As análises descritivas e parte das comparações foram realizadas com o programa Quantitative Parasitology 2.0 (REICZIGEL & RÓZSA, 2001), disponível em <http://bio.univet.hu/qp/qp.htm>. As demais análises foram realizadas utilizando o Sistema Estatístico R (IHAKA & GENTLEMAN, 1996) para Windows, disponível em <http://www.r-project.org>. Ambos os programas são gratuitos.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Fauna de vespas (Chalcidoidea) associadas à galha.

A fauna de vespas (Chalcidoidea) associadas à galha dos frutos não apresentou diferenças entre as regiões pelo menos quanto à espécie indutora (tabela 3.1). Todas as espécies obtidas no Litoral já haviam sido obtidas no Primeiro Planalto.

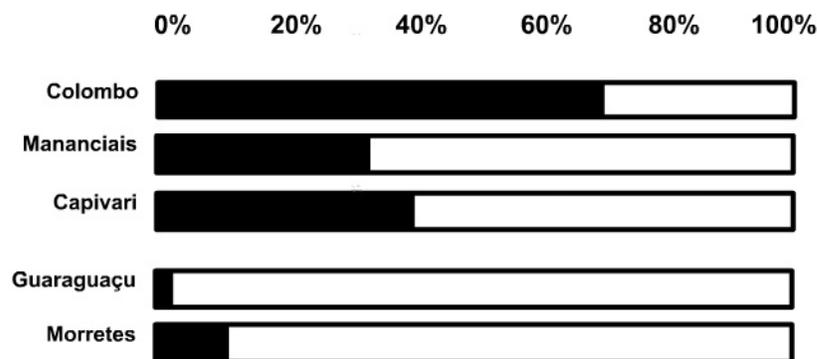
TABELA 3.1 – EMERGÊNCIA DE ESPÉCIES DE CHALCIDOIDEA A PARTIR DAS AMOSTRAS COLETADAS.

LOCALIDADE	ESPÉCIES OBTIDAS					
	<i>Prodecatoma carpophaga</i>	<i>Prodecatoma ferruginea</i>	<i>Prodecatoma spermophaga</i>	<i>Sycophila</i> sp.	<i>Torymus</i> sp.1	<i>Torymus myrtacearum</i>
Colombo	+	+	+	+	+	+
Mananciais	+	+	+	+	+	+
Capivari	+	+	0	+	+	0
Guaraguaçu	+	0	+	+	0	0
Morretes	+	+	0	0	0	0

### Caracterização das infestações.

A quantidade de frutos infestados nas localidades de Morretes e Guaraguaçu é acentuadamente inferior à que ocorre no Primeiro Planalto Paranaense, com prevalências inferiores a 11% (gráfico 3.1, tabela 3.2). Deve-se levar em conta, ainda, que a amostragem referente ao Capivari foi realizada sobre apenas 3 árvores, pois as demais não haviam formado estruturas reprodutivas quando foram realizadas as coletas. É possível inferir que as infestações ocorrem com maior frequência em altitudes acima dos 600m, sendo que as prevalências nos Mananciais e no Capivari não apresentam diferenças significativas ( $\chi^2_1=0,657$  (min. esperado= 15,9);  $p=0,418$ ). Uma diferença um pouco mais acentuada, mas ainda pouco significativa, é perceptível entre Colombo e Capivari ( $\chi^2_1= 10,308$  (min. esperado= 18,6);  $p=0,001$ ) e Colombo e Mananciais ( $\chi^2_1= 22,715$  (min. esperado= 37,6);  $p \rightarrow 0$ ).

GRÁFICO 3.1 – PREVALÊNCIA DE FRUTOS DE *P. cattleianum* INFESTADOS NAS AMOSTRAS ANALISADAS.



NOTA: Valores relatados na tabela 3.2.

TABELA 3.2 – CARACTERIZAÇÃO DO PARASITISMO EM FRUTOS DE *Psidium cattleianum*

LOCAL	NÚMERO DE HOSPEDEIROS		PREVALÊNCIA <sup>1</sup>	INTENSIDADE		VARIÂNCIA/MÉDIA	DISCREPÂNCIA
	total	infectados		Média <sup>2</sup>	Mediana <sup>3</sup>		
Colombo	76	53	69,7% (0,5812 - 0,7976)	27,25 (22,55-34,02)	21,0 (17 - 29)*	24,53	0,571
Mananciais	94	31	33,0% (0,2362 - 0,4344)	43,74 (32,74-59,61)	31,0 (18 - 46)*	61,26	0,806
Capivari	45	18	40,0% (0,2569 - 0,5567)	33,22 (25,39-42,11)	34,0 (15 - 39)	30,39	0,706
Guaraguaçu	368	8	2,2% (0,0094 - 0,0424)	-	-	0,98	0,976
Morretes	123	13	10,6% (0,0574 - 0,1740)	-	-	0,90	0,887

NOTAS: Os valores entre parênteses indicam o intervalo de confiança a 95%, exceto em (\*) (aproximadamente 97%).

(1) Intervalo de confiança de Clopper-Pearson.

(2) Intervalo de confiança de Bootstrap BCA para média, conforme descrito por RÓZSA *et al.* (2000).

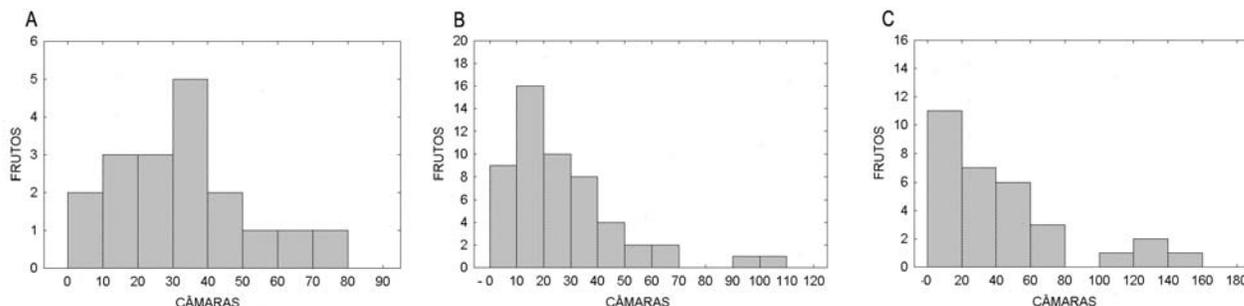
(3) Intervalo de confiança livre de distribuição para medianas, conforme descrito por RÓZSA *et al.* (2000).

Observando-se o ciclo das plantas quanto aos momentos em que foram realizadas as coletas, também foi observado que as plantas do Litoral apresentam formação de flores em períodos que se estendem além daqueles observados no Primeiro Planalto, que geralmente ocorrem em novembro e dezembro. No litoral, era possível encontrar botões florais mesmo durante março, quando foi feita a coleta dos frutos. O hábito das plantas também tende a variar num grau muito maior que o observado no Primeiro Planalto. Desta forma, não é possível apontar precisamente, com estes dados, qual o fator determinante das baixas prevalências de infestações no litoral. Outras explicações plausíveis seriam a diferença climática e que, se *Psidium cattleianum* for considerada uma planta nativa do litoral, a sua dispersão para ambientes de altitude resultaria estresse, o que a tornaria mais vulnerável à presença de seus inimigos naturais. Já do ponto de vista do galhador, é possível que as diferenças climáticas também influenciem sua capacidade de infestação.

A alteração nos ritmos de amadurecimento de alguns órgãos, isto é, o escape cronológico, é considerada uma forma de resistência de plantas aos insetos fitófagos (FEENY, 1970), assim como características estruturais e químicas das plantas, o que também é influenciado pelas diferenças ambientais (ABRAHAMSON & WEIS, 1997). Além disso, deve-se levar em consideração que *Psidium cattleianum* pode realizar reprodução vegetativa e, portanto, pode não formar órgãos reprodutivos em determinadas épocas. Pode haver, além de tudo, diferença de suscetibilidade, como sugerido no capítulo 3 para *P. longipetiolatum*.

Conforme apresentado na tabela 2.2, é possível verificar que embora a prevalência seja maior em Colombo, os frutos nos Mananciais tendem a ser mais intensamente infestados. No entanto, comparando-se Capivari, Colombo e Mananciais quanto às intensidades, as diferenças não são acentuadas, não sendo significativas em nível de significância de 10% (Kruskal-Wallis  $H_2, n=102= 4,763781$   $p= 0,0924$ ). Os histogramas das intensidades nestas três localidades são apresentados nos gráficos 2.2.

GRÁFICOS 3.2. – HISTOGRAMAS DE INTENSIDADE DE INFESTAÇÃO DOS FRUTOS DE *Psidium cattleianum* NAS LOCALIDADES NO PRIMEIRO PLANALTO PARANAENSE. (A), CAPIVARI; (B), COLOMBO; (C), MANANCIAIS.



Os índices de agregação são relativamente altos (tabela 3.2) nas três localidades do planalto, o que reflete que alguns (poucos) botões/frutos apresentam muitas galhas e outros (muitos), poucas ou nenhuma. Este resultado era esperado, uma vez que este comportamento é comum em parasitas. Pode-se especular se o principal determinante da agregação, neste caso, seria a escolha de sítio de oviposição pela fêmea ou a capacidade de desenvolvimento do órgão reprodutivo parasitado (ver capítulo 4). No entanto, as frequências dos níveis de infestação encontrados não apresentam um bom ajuste à distribuição de binomial negativa, e sim à distribuição geométrica, pelo menos graficamente (Capivari:  $p = 0,06998$ ; Colombo:  $p = 0,04747$ ; Mananciais:  $p = 0,06483$ ). Embora muitos dos trabalhos de parasitologia tenham indicado distribuições em binomial negativa (SHAW *et al.*, 1998), recentemente têm surgido diversos trabalhos com distribuições geométricas, incluindo estudos de interações inseto – planta (ex. POLADSKI, 2002, com Curculionidae), que têm interpretações biológicas semelhantes, relativas ao alto grau de agregação dos parasitas.

Verificou-se diferença entre a interpretação dos índices de agregação nas localidades do litoral, sendo que a razão variância/média acusou uma distribuição relativamente uniforme, enquanto o índice de discrepância mostrou valores próximos de 1 (i.e. distribuição muito agregada). Esta aparente contradição é resultado do grande número de valores nulos (frutos sem galhas) nas amostras e da ausência de valores brutos que permitissem a análise de intensidades (tabulação do tipo presença/ausência da galha): o índice de discrepância mostrou-se mais sensível à baixa prevalência, enquanto a razão variância/média foi afetada pela similaridade dos valores binários (0/1). Além disso, a variação no  $n$  amostral influencia a razão variância/média, o que torna este valor inadequado para a comparação entre duas comunidades.

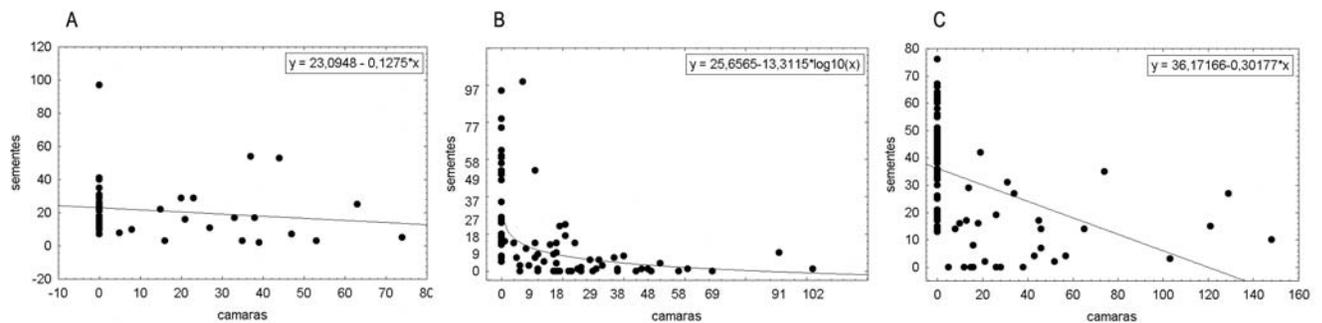
### Impacto da galha na produção de sementes.

Tradicionalmente, o principal impacto sobre a planta hospedeira atribuído às galhas é a drenagem de nutrientes (LARSON & WHITHAM, 1991). No entanto, já foram relatados também impactos da infestação por galhas (SACCHI *et al.*, 1988) e de herbívoros em geral (HENDRIX, 1988) sobre a produção de sementes. MANI (1964) inferiu que galhas produzidas em frutos invariavelmente devem afetar o número de sementes produzidas, afirmando que conforme a parte do fruto cujo tecido é afetado, poucas ou nenhuma semente pode ser formada. Ele considera ainda que em frutos carnosos freqüentemente as larvas se localizam no epicarpo ou no mesocarpo, e que neste caso as sementes freqüentemente são formadas, embora em número reduzido e afirma, ainda, que esta produção deveria ser nula se os tecidos afetados pertencessem à placenta. No caso da galha analisada, as células afetadas pertencem tanto ao parênquima de

preenchimento quanto à epiderme interna e placenta do fruto (capítulo 2), sendo que cada larva desenvolve uma unidade de galha que pode ser considerada separadamente, afetando apenas os tecidos próximos a ela. Desta forma, uma vez que não ocorre necessariamente oviposição em todos os lóculos do fruto, ainda pode ocorrer a formação de sementes sadias.

A partir das amostras das localidades em que as infestações foram mais freqüentes (Capivari, Colombo e Mananciais), pôde-se verificar uma correlação negativa entre o número de câmaras larvais e o número de sementes formadas, altamente significativa para Colombo ( $p < 4,9 \cdot 10^{-5}$ ) e Mananciais ( $p < 7,48 \cdot 10^{-6}$ ) e de pouca significância para Capivari ( $p = 0,3169$ ) (gráficos 3.3).

GRÁFICOS 3.3 – CORRELAÇÃO ENTRE NÚMERO DE SEMENTES FORMADAS E NÚMERO DE CÂMARAS LARVAIS NOS FRUTOS. (A) CAPIVARI; (B) COLOMBO (LINK LOGARÍTMICO); (C) MANANCIAIS.



### Considerações finais.

Os resultados aqui relatados podem ser tomados como indicativo de que a galha dos frutos de *P. cattleianum* é mais freqüente e apresenta maior número de câmaras nas localidades acima de 600m de altitude. Existem diferenças acentuadas entre os níveis de infestação nestas altitudes e no litoral, que podem estar relacionados tanto aos ambientes em que a planta ocorre quanto à suscetibilidade dos indivíduos, uma vez que a infestação é dependente da formação anual de órgãos reprodutivos. Se o ambiente litorâneo for considerado como área original de distribuição da planta hospedeira, também poderia-se sugerir que a maior abundância de galhas no Planalto seria resultante do estresse ocasionado pela dispersão da planta para novos ambientes aos quais ela não está plenamente adaptada.

Considerando que a distribuição da planta hospedeira nas áreas invadidas pode chegar a 1300m (SMITH, 1985), tal distribuição da galha pode ser um bom indicativo da dispersão potencial do agente.

A sensível diminuição no número de sementes formadas pode ser importante em programas de controle biológico por auxiliar na contenção da dispersão da planta por dispersores de sementes como o porco europeu (*Sus scrofa*) no Havá (DIONG, 1983; SMITH, 1985). Os Chalcidoidea utilizados como agentes de controle biológico geralmente apresentam este tipo de impacto indireto (ver seção 1.3.4), sendo que, de acordo com HILL *et al.* (2000), agentes que diminuem a produção de sementes podem ser efetivos por limitarem a infestação de novas áreas a curto prazo e por exaurirem o banco de sementes a longo prazo.

APÊNDICE 3.1 – Número de sementes e câmaras larvais por fruto. Estância Betânia, Colombo, 2003.

AMOSTRA	DIÂMETRO FRUTO (cm)	N.º SEMENTES	N.º CÂMARAS				
				4	1,36	0	23
				4	1,8	1	31
1	2,5	0	38	4	2,5	1	61
1	2,7	1	46	5	2,4	14	16
1	2,5	77	0	5	-	9	17
1	3	7	37	5	-	8	0
1	2	19	21	5	2,3	15	4
1	2,3	24	19	5	2	14	0
1	2,4	10	18	5	2,15	16	0
1	2,3	58	0	5	2	18	0
1	3	10	91	6	2	0	6
1	2,7	25	21	6	-	1	12
1	2,5	54	11	6	1,7	26	0
2	3	1	102	6	1,7	0	6
2	2,2	7	11	6	2	4	18
2	2,15	0	18	7	-	62	0
2	1,8	0	17	7	2,15	82	0
2	1,5	5	0	7	2,2	54	0
2	2	3	6	7	2,3	97	0
2	2,5	1	48	7	1,4	27	0
2	3	3	33	7	1,5	29	0
2	2,9	0	69	7	-	65	0
2	-	0	12	7	2,2	49	0
2	2,45	0	19	7	2	52	0
2	2,3	0	26	7	2,15	54	0
2	3	0	22	8	2	12	8
3	2	15	18	8	-	3	33
3	3	0	49	8	1,7	2	26
3	2,1	3	9	8	2,3	4	52
3	1,8	5	14	8	2,1	0	30
3	2,3	7	0	8	1,8	1	25
3	2,5	53	0	8	2,4	0	44
3	2	16	1	8	3	0	58
3	2,1	15	11	8	1,8	7	5
3	2,4	61	0	8	1,9	20	0
3	2,6	15	24	8	2,2	6	29
4	-	6	32	8	1,7	37	0
4	1,13	-	7	8	2,5	8	40
4	1,26	9	12	8	3,2	1	38

(continua acima)

APÊNDICE 3.2 – Número de sementes e câmaras larvais por fruto. Mananciais da Serra, Piraquara, 2003. Amostragem “A” realizada em 11.IV.2003; amostragem “B” realizada em 24.IV.2003.

AMOSTRA	DIÂMETRO FRUTO (cm)	N.º SEMENTES	N.º CÂMARAS					
				5	A	2,5	66	0
				5	A	2,5	66	0
				5	A	2,5	38	0
				5	A	-	32	0
				5	B	2	35	74
				5	B	2	31	31
				5	B	2,5	27	129
				5	B	2	17	45
				5	B	2,7	15	121
				6	A	2	13	0
				6	A	2,2	17	13
				6	A	2	17	0
				6	A	2	16	10
				6	A	2,4	14	65
				6	A	2,1	4	57
				6	B	2	40	0
				6	B	2	27	34
				6	B	2,3	63	0
				6	B	2,4	51	0
				6	B	2,5	60	0
				6	B	2,8	47	0
				7	A	2	42	19
				7	A	2	16	18
				7	A	2,2	36	0
				7	A	2,3	47	0
				7	A	2,2	19	26
				8	A	2,2	39	0
				8	A	2,1	35	0
				8	A	2,1	32	0
				8	A	1,9	32	0
				8	A	1,9	33	0
				8	A	2,4	61	0
				8	A	2,5	62	0
				9	A	2,5	41	0
				9	A	2,3	43	0
				9	A	2,5	45	0
				9	A	2,5	51	0
				9	A	2,4	44	0
				10	A	2,15	42	0
				10	A	2,5	14	46
				10	A	2,2	26	0
				10	A	2	21	0
				10	A	3,3	10	148
				11	A	2,3	48	0
				11	A	1,8	49	0
				11	A	1,5	38	0
				11	A	2,2	48	0
				11	A	2,5	29	14
1	A	3	67	0				
1	A	2,5	46	0				
1	A	2,5	58	0				
1	A	2,1	45	0				
1	A	2	55	0				
1	A	2,2	32	0				
1	B	1,5	0	16				
1	B	1,5	0	5				
1	B	2,3	0	26				
1	B	1,5	0	12				
1	B	1,5	0	15				
1	B	-	0	38				
2	A	2,3	43	0				
2	A	2	19	0				
2	A	2,3	32	0				
2	A	2,2	55	0				
2	A	1,4	21	0				
2	A	3	4	43				
2	B	2,5	48	0				
2	B	2	43	0				
2	B	2,3	43	0				
2	B	2	63	0				
2	B	2,1	51	0				
3	A	1,2	8	16				
3	A	1,6	14	0				
3	A	1,9	15	0				
3	A	1,7	2	21				
3	A	1,5	20	0				
3	B	1,65	14	8				
3	B		3	103				
3	B	2,25	2	52				
3	B		0	28				
3	B	2,15	7	46				
3	B	3		77				
4	A	2,2	25	0				
4	A	1,5	17	0				
4	A	2	50	0				
4	A	2,5	76	0				
4	A	1,5	18	0				
4	A	2,5	64	0				
5	B	2,3	30	0				
5	B	2,6	30	0				
5	B	2,8	34	0				
5	B	3,1	44	0				
5	B	2,8	25	0				
5	A	2,3	56	0				

APÊNDICE 3.3. Número de sementes e câmaras larvais por fruto. Rio Guaraguaçu, Pontal do Paraná, 2003.

AMOSTRA	N.º SEMENTES	N.º CÂMARAS			
			6	13	0
			6	217	0
1	44	1	6	52	0
1	62	0	6	67	0
1	45	0	6	28	0
1	47	0	7	86	0
1	169	0	7	155	0
2	30	0	7	20	0
2	40	0	7	81	0
2	33	0	7	60	0
2	24	0	8	35	0
2	75	0	8	33	0
3	93	0	8	48	0
3	33	0	8	77	0
3	95	0	8	35	0
3	64	0	9	176	0
3	42	4	9	19	0
4	40	0	9	34	0
4	75	0	9	55	0
4	112	0	9	36	0
4	170	0	10	102	0
4	78	0	10	175	0
5	49	0	10	57	0
5	20	0	10	44	0
5	25	0	10	82	0
5	75	0			
5	97	0			

APÊNDICE 3.4. Número de sementes e câmaras larvais por fruto. Rio Capivari, Campina Grande do Sul, 2004.

AMOSTRA	DIÂMETRO FRUTO (cm)	N.º SEMENTES	N.º CÂMARAS
1	3	5	74
1	1,5	3	35
2	1,5	12	0
2	1,7	53	44
2	1,75	54	37
2	1,65	97	0
3	1,3	29	20
3	1,65	7	47
3	1,75	29	23
3	2,2	25	63
3	1,4	41	0
3	1,4	31	0
3	1,1	11	0
3	1	14	0
3	1,3	18	0
3	2	3	53
3	1,6	25	0
3	1,3	13	0
3	1,5	29	0
3	1,15	16	0
3	1,5	2	39
3	1,3	11	27
3	1,7	10	8
3	1,5	17	38
3	0,9	7	0
3	1,2	11	0
3	2	26	0
3	1,05	17	33
3	1,5	35	0
3	1,2	15	0
3	1	25	0
3	1	18	0
3	1,7	22	15
3	1,3	16	21
3	1,2	40	0
3	1	8	5
3	1,15	26	0
3	1,4	21	0
3	1,2	16	0
3	1,1	24	0
3	1	15	0
3	1,2	23	0
3	1,6	30	0
3	1,8	3	16
3	0,8	10	0

APÊNDICE 3.5. – Número de sementes e presença/ausência de câmaras larvais por fruto de *Psidium cattleianum*. IAPAR, Morretes. “A” coletados em 17.2.2004; “B” coletados em 9.3.2004 e “C” coletados em 23.3.2004.

AMOSTRA	N.º SEMENTES	N.º CÂMARAS	1	C	N/C	0	2	C	2	+
A	47	0	1	C	N/C	0	2	C	2	+
A	12	0	1	C	N/C	0	2	C	8	0
A	18	0	1	C	N/C	0	2	C	20	0
A	42	0	1	C	N/C	0	2	C	0	+
A	36	0	1	C	N/C	+	2	C	6	0
A	22	0	2	C	112	0	2	C	28	0
A	46	0	2	C	10	0	2	C	13	0
A	59	0	2	C	77	0	2	C	0	+
A	17	0	2	C	37	0	2	C	45	0
A	18	0	2	C	16	0	2	C	27	0
A	15	0	2	C	7	0	2	C	17	0
A	14	0	2	C	12	0	2	C	4	0
A	17	0	2	C	40	0	2	C	42	0
A	10	0	2	C	26	0	2	C	86	0
A	10	0	2	C	104	0	2	C	N/C	0
B	15	0	2	C	112	0	2	C	N/C	0
B	40	0	2	C	19	0	2	C	N/C	0
B	10	0	2	C	6	0	2	C	N/C	0
B	41	0	2	C	8	0	3	C	131	0
B	41	0	2	C	36	0	3	C	17	0
B	23	0	2	C	93	0	3	C	18	0
B	54	0	2	C	131	0	3	C	10	0
B	35	0	2	C	34	0	3	C	76	0
B	70	0	2	C	53	0	3	C	35	0
B	38	0	2	C	76	0	3	C	30	0
B	48	0	2	C	94	1	3	C	17	0
B	21	0	2	C	17	0	3	C	13	0
B	26	0	2	C	76	0	3	C	11	+
B	49	0	2	C	41	0	3	C	47	0
B	52	0	2	C	38	0	3	C	5	+
B	29	0	2	C	48	0	3	C	17	0
B	38	0	2	C	21	0	3	C	15	0
B	30	0	2	C	55	0	3	C	15	0
B	25	0	2	C	6	0	3	C	69	0
B	16	0	2	C	34	+	3	C	77	0
B	35	7	2	C	37	0	3	C	81	3
1	C	137	2	C	51	0	3	C	102	0
1	C	108	2	C	79	0	4	C	11	0
1	C	28	2	C	94	0	4	C	9	0
1	C	136	2	C	46	0	4	C	31	0
			2	C	3	+	4	C	12	0
			2	C	0	+				

(continua)

(continua)

APÊNDICE 2.6 – Amostragem extra de frutos para análise de presença ou ausência da galha. Guaraguaçu (2004)

AMOSTRA	N.º FRUTOS	N.º FRUTOS INFESTADOS
1	25	0
2	5	0
3	8	1
4	8	0
5	20	0
6	16	0
7	14	0
8	14	0
massiva	208	5

#### 4. DIFERENÇAS DE SUSCETIBILIDADE A GALHAS DE FRUTOS ENTRE DUAS ESPÉCIES DE *Psidium* L. (MYRTACEAE)

*Psidium cattleianum* Sabine e *Psidium longipetiolatum* Legrand são duas das espécies de araçazeiro que podem ser encontradas no Primeiro Planalto Paranaense. São espécies muito próximas, podendo ser consideradas irmãs ou que “*P. longipetiolatum* é derivada de *P. cattleianum*” (KLEIN, 1990). À primeira vista, elas podem ser diferenciadas quase que unicamente pelo tamanho dos pecíolos. Comparativamente, existem também diferenças no tamanho, cor e formato das folhas, comprimento dos estames, aroma das flores e tamanho das sementes. As características indicadas na literatura para distinguir as duas espécies referem-se principalmente ao porte (*P. cattleianum* tendendo ao arbustivo e *P. longipetiolatum* ultrapassando os 10 m de altura) e ao fato de que *P. cattleianum* seria típica de áreas abertas ou de vegetação baixa como clareiras, restingas e áreas semidevastadas, enquanto *P. longipetiolatum* seria encontrada em matas primárias altas (LEGRAND & KLEIN, 1977). No entanto, em diversas localidades do leste do Paraná as duas espécies foram encontradas lado a lado, seja por ocorrência “natural”, seja devido ao uso de ambas como árvores frutíferas e ao avanço de ocupações humanas em meio à Floresta Atlântica.

Apesar de serem mencionadas na literatura formas de *P. cattleianum* com frutos de três tipos (amarelo redondo, amarelo oval e vermelho) (FOSBERG, 1941, 1962), todas as árvores de frutos vermelhos encontradas nas áreas estudadas pertenciam à espécie *P. longipetiolatum* (observação pessoal, G. A. R. MELO, com. pess.). Existem registros de diferenças de suscetibilidade a diversas galhas entre os chamados “morfos” de *P. cattleianum* (PEDROSA-MACEDO, com. pess.) e, dado que não encontramos árvores nativas desta espécie com frutos vermelhos, inferimos que algumas destas possam ser na verdade relatos de diferenças de suscetibilidade, ou resistência, entre estas espécies.

BECK (1965) define resistência de plantas como o conjunto de características pelas quais uma planta (espécie, raça, linhagem ou indivíduo) diminui a probabilidade de que um inseto (espécie, raça ou indivíduo) seja bem sucedido ao tentar usá-la como hospedeiro. O grau de resistência de plantas ao ataque por insetos fitófagos é definido, em grande parte, por dois fatores: aceitabilidade e adequação da planta hospedeira (ANDERSON *et al.*, 1989; ABRAHAMSON *et al.*, 1991). A aceitabilidade está relacionada às características (químicas ou físicas) da planta que indicam ao inseto se ele pode se alimentar ou ovipositar ali, ou seja, estão ligadas ao reconhecimento da hospedeira em potencial. Já a adequação é um indicativo da capacidade de crescimento, sobrevivência e fecundidade do herbívoro após o consumo/uso da planta e compreende processos pelos quais os mecanismos de defesa da planta interferem na sua qualidade como recurso (ex. PRESZLER & PRICE, 1988; HORNER & ABRAHAMSON, 1992). Se qualquer dos dois processos falha (o inseto rejeita a planta hospedeira ou a planta hospedeira possui características que prejudicam o desempenho vegetativo ou reprodutivo do fitófago), a planta é dita resistente.

*Prodecatoma carpophaga* DalMolin, Melo & Perioto é uma vespa indutora de galhas no interior dos frutos de *Psidium cattleianum*, com registros também em *P. longipetiolatum*, que se enquadra na situação de análise de suscetibilidade mencionada acima. Neste estudo abordamos, portanto, a diferença de suscetibilidade a esta galha entre *Psidium cattleianum* e *Psidium longipetiolatum*.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Áreas de estudo.

Os experimentos foram realizados no campus do Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná, em Curitiba, Paraná, e na área de acesso restrito dos Mananciais da Serra (Sanepar – Companhia de Saneamento do Paraná), em Piraquara, Paraná (25°30'S, 48°59'W). Nas duas localidades, as árvores estavam em áreas abertas de gramado, com distâncias superiores a 2m entre um indivíduo e outro.

### Testes de aceitação de hospedeiro.

Botões florais de *Psidium cattleianum* e *Psidium longipetiolatum* foram oferecidos a fêmeas de *Prodecatoma carpophaga* nascidas de frutos coletados em estações anteriores e mantidos em gaiolas de vidro sobre vasos com terra e vermiculita. Uma a três fêmeas foram separadas com auxílio de um aspirador entomológico. Não se fez distinção entre fêmeas inseminadas e não-inseminadas. Estas foram transferidas para recipientes de vidro contendo botões florais de uma ou ambas as espécies (tabela 4.1), em testes do tipo “choice” (com escolha) ou “no choice” (sem escolha). Os resultados foram considerados positivos quando as fêmeas realizaram oviposição nos botões, caracterizando aceitação da planta hospedeira.

### Testes de indução de galha e acompanhamento de botões infestados em *Psidium longipetiolatum*.

Foram acompanhados 15 ramos com botões florais no Centro Politécnico e 10 ramos com botões florais nos Mananciais. Os botões de *P. longipetiolatum* puderam ser considerados livres de infestação com base em observação direta e amostragens prévias; de qualquer maneira, estes ramos foram protegidos com sacos de voal antes do início do período de emergência das vespas. Posteriormente, foram liberadas nestes sacos duas a cinco fêmeas de *Prodecatoma carpophaga*, conforme a disponibilidade de indivíduos. Estes ramos foram acompanhados quanto à evidência de oviposição (i.e. cicatrizes oxidadas com aspecto pontual no nível do ovário do botão) após o recolhimento das fêmeas mortas e destino do botão floral (não infestado, formação de galha ou aborto). No Centro Politécnico, estas observações puderam ser realizadas quase diariamente, de forma que quando ocorria a antese das flores, estas eram polinizadas manualmente com auxílio de um pincel com pólen de árvores próximas. Os botões e flores que abortaram foram recolhidos e analisados para determinar presença de ovos; o acompanhamento foi encerrado em fevereiro de 2004, com a tabulação do total de abortos e análise dos frutos formados quanto à presença de galha. Nos Mananciais, os sacos foram retirados dos ramos cinco dias após a liberação das fêmeas para que ocorresse a polinização aberta. O encerramento do experimento foi feito em janeiro de 2004, com a contagem de abortos totais por ramo.

Foram tabulados, como controles para os testes de indução em *Psidium longipetiolatum*, os abortos de dez ramos livres (polinização aberta, não protegidos com voal) de cada árvore em que foram realizados os experimentos, totalizando 50 ramos no Centro Politécnico e 50 ramos nos Mananciais da Serra.

Após o término do experimento, o número de abortos em ramos expostos a *Prodecatoma carpophaga* foi comparado com o de abortos em ramos não-expostos através do teste não-paramétrico de Kolmogorov-Smirnov para dois grupos, dada a limitação amostral. Os cálculos foram feitos com base na

razão entre o número de botões abortados e o total de botões no ramo em relação ao tratamento. Estas e as demais análises foram realizadas com o programa Statistica 6.0 (STATSOFT, 2001).

#### Acompanhamento de botões infestados de *Psidium cattleianum*.

Foram acompanhados 36 ramos com botões florais de *P. cattleianum*, marcados em dezembro de 2003, totalizando 67 botões florais. Em janeiro de 2004, foram quantificados os botões abortados, os frutos com galhas e os frutos saudáveis formados.

#### Levantamento complementar.

Frutos de *Psidium longipetiolatum* coletados no início do ano de 2003 foram analisados quanto à presença da galha. Estas amostragens consistiram de dez frutos coletados nas árvores do campus do Centro Politécnico e 36 frutos coletados na Estância Betânia, Colombo, Paraná (25°19'S, 49°08'W).

## RESULTADOS

#### Aceitabilidade do hospedeiro.

Verificou-se que as fêmeas de *Prodecatoma carpophaga* aceitam os botões de *Psidium longipetiolatum* como sítios de oviposição (n = 10), mesmo quando há como alternativa botões da planta hospedeira original, *Psidium cattleianum* (n = 6), conforme a tabela 4.1. Foi observado também que a fêmea pode optar por perfurar inicialmente o botão de *Psidium longipetiolatum* (testes 7, 8 e 10).

TABELA 4.1 – TESTES DE ACEITAÇÃO DE *Psidium* spp. POR *Prodecatoma carpophaga* PARA OVIPOSIÇÃO – DEZ 2003

N.º	TESTE	ESPÉCIE E PROCEDÊNCIA DOS BOTÕES	RESULTADO
1	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Centro Politécnico) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	+ +
2	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Centro Politécnico) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	- +
3	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Centro Politécnico) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	- +
4	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Centro Politécnico) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	+ +
5	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Centro Politécnico) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	+ +
6	No choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Centro Politécnico)	+
7	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Mananciais) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	+ +
8	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Mananciais) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	+ +
9	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Mananciais) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	- +
10	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Mananciais) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	+ +
11	Choice	a) <i>P. longipetiolatum</i> (Mananciais) b) <i>P. cattleianum</i> (Mananciais)	- -
12	No choice	<i>P. longipetiolatum</i> (Mananciais)	+
13	No choice	<i>P. longipetiolatum</i> (Mananciais)	-
14	No choice	<i>P. longipetiolatum</i> (Mananciais)	+
15	No choice	<i>P. longipetiolatum</i> (Mananciais)	+

### Adequação do hospedeiro.

As diferenças entre os níveis de aborto entre as árvores de *Psidium longipetiolatum* tende a ser reduzida tanto no Centro Politécnico (Kruskal-Wallis  $H_{4,n=63} = 0,26$ ,  $p = 0,99$ , gráfico 4.1) quanto nos Mananciais da Serra (Kruskal-Wallis  $H_{4,n=57} = 1,47$ ,  $p = 0,83$ , gráfico 3.2), exceto visualmente pela árvore 03 dos Mananciais da Serra. Ocorreu um sensível aumento no número de botões abortados quando os ramos foram expostos às vespas (gráficos 4.3 e 4.4). Pelo teste de Kolmogorov-Smirnov, foi verificado que a diferença na mediana do número de botões abortados por ramo entre o grupo controle e o experimental foi significativa, tanto no Centro Politécnico (K-S D = 0,4923,  $p < 0,025$ ) quanto nos Mananciais (K-S D = 0,6298,  $p < 0,005$ ). Após o encerramento dos experimentos, não foram encontrados indícios de ovos ou galhas nas estruturas não-abortadas.

Em *Psidium cattleianum*, 62,3% dos botões acompanhados formaram frutos com galhas, 22,9% foram abortados e 14,8% formaram frutos normais (tabela 3.2).

GRÁFICO 4.1 – DIAGRAMA EM CAIXA (BOXPLOT) DOS ABORTOS POR RAMO DE *Psidium longipetiolatum* EM RELAÇÃO ÀS ÁRVORES – CENTRO POLITÉCNICO – DEZEMBRO 2003/FEVEREIRO 2004

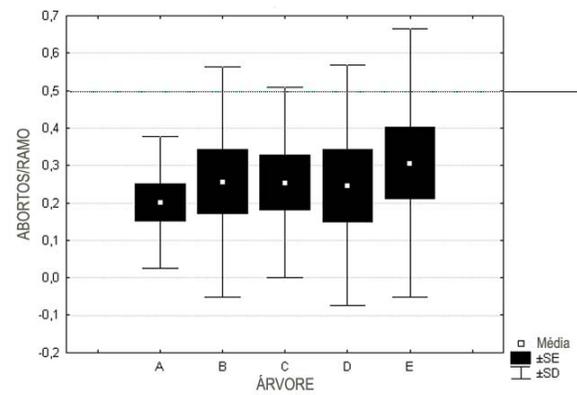


GRÁFICO 4.2 – DIAGRAMA EM CAIXA (BOXPLOT) DOS ABORTOS POR RAMO DE *Psidium longipetiolatum* EM RELAÇÃO ÀS ÁRVORES – MANANCIAIS DA SERRA – DEZEMBRO 2003/JANEIRO 2004

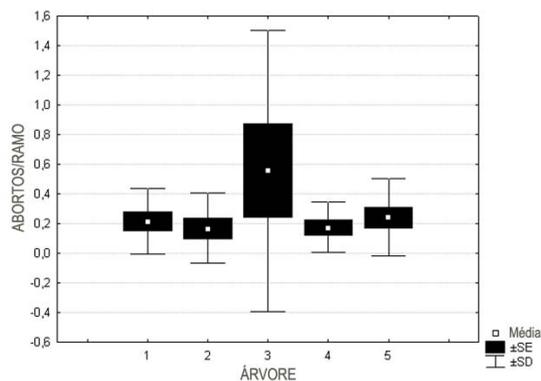


GRÁFICO 4.3 – DIAGRAMA EM CAIXA (BOXPLOT) DOS ABORTOS DE RAMOS DE *Psidium longipetiolatum* EXPOSTOS A *Prodecatoma carpophaga* EM RELAÇÃO AO GRUPO CONTROLE – CENTRO POLITÉCNICO – DEZEMBRO 2003/FEVEREIRO 2004

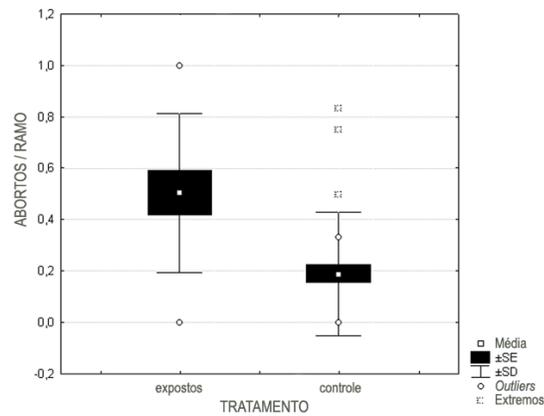


GRÁFICO 4.4 – DIAGRAMA EM CAIXA (BOXPLOT) DOS ABORTOS DE RAMOS DE *Psidium longipetiolatum* EXPOSTOS A *Prodecatoma carpophaga* EM RELAÇÃO AO GRUPO CONTROLE – MANANCIAS DA SERRA – DEZEMBRO 2003/JANEIRO 2004

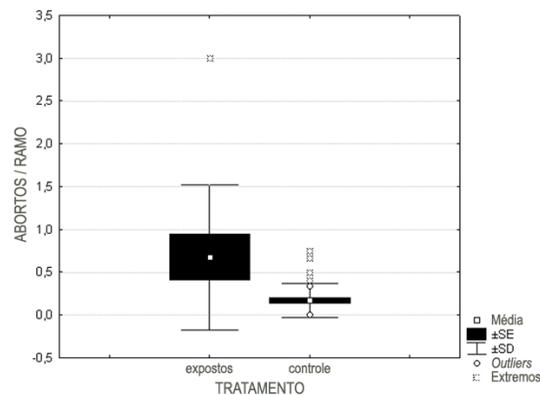


TABELA 4.2. – DESTINO DE BOTÕES DE *Psidium cattleianum* EXPOSTOS A *Prodecatoma carpophaga* ACOMPANHADOS NOS MANANCIAS DA SERRA – DEZ 03/JAN 04

DESTINO	N.º DE BOTÕES	%
Fruto com galha	38	62,3
Aborto	14	22,9
Fruto sadio	9	14,8
TOTAL	61	100

## DISCUSSÃO

Embora haja a crítica de que nem sempre as plantas aceitas como hospedeiras em laboratório possam ser aceitas em campo (EDWARDS & WRATTEN, 1981), o teste de aceitação pode ser tomado como indicativo da possibilidade de oviposições de *Prodecatoma carpophaga* em *Psidium longipetiolatum* em campo. De fato, existem registros da ocorrência da galha nesta planta (WIKLER, 2000), embora nas amostragens realizadas neste trabalho (n = 46) em diversas localidades, estas não tenham sido encontradas. Nos acompanhamentos realizados em *P. longipetiolatum* nos Mananciais e no Centro Politécnico, também foi verificada a presença de ovos em vários dos botões abortados (n = 13), o que significa que a oviposição também pode ocorrer em campo.

O processo de seleção de uma planta hospedeira depende de duas etapas: a sua localização em meio às diversas plantas que são encontradas no ambiente e o reconhecimento pelo inseto se a planta é “aceitável” ou não. Esta aceitação parece estar principalmente relacionada às características químicas do vegetal (BERNAYS & CHAPMAN, 1994; SCHOONHOVEN *et al.*, 1998, cap. 6). Um alto grau de semelhança bioquímica deve ser esperado entre as duas espécies de plantas testadas neste trabalho, dado que embora os testes não tenham sido todos de resultado positivo, as fêmeas que fizeram a oviposição em *P. longipetiolatum* perfuraram os botões desta espécie antes de perfurar o botão de *P. cattleianum*. No entanto, observe-se também que, nos testes de escolha, sempre que *P. longipetiolatum* foi aceito, *P. cattleianum* também foi; mas não ocorreu o contrário, indicando uma certa rejeição, embora fraca.

Desta forma, a análise deve ser voltada à questão da adequação da planta hospedeira. Se as espécies não ocorressem em localidades com ambientes semelhantes, poderia-se extrapolar a colocação de PRICE *et al.* (1998) de que insetos galhadores são melhor adaptados a ambientes em que há baixa disponibilidade de água para a vegetação, induzindo seca fisiológica, e que em localidades mais úmidas a mortalidade é maior devido à maior exposição a fungos e a predadores. Esta explicação seria plausível dado que *P. longipetiolatum* é uma planta de vegetação alta e densa, enquanto *P. cattleianum* é típica de áreas de vegetação baixa e ambientes como o da restinga (LEGRAND & KLEIN, 1977), em que ocorrem manifestações de adaptação à seca fisiológica, como a esclerofilia, o que favorece a presença de galhadores (PRICE *et al.*, 1998). No entanto, considerando-se a análise dos testes de adequação e a distribuição dos frutos infestados (ver capítulo 2), pode-se dizer que a causa primária dos baixos níveis de infestação em *P. longipetiolatum* é a intolerância da planta à presença do inseto, sendo que o órgão infestado é abortado. Esta tendência é observável nos diagramas de caixa (gráficos 4.3 e 4.4). Em contraste, a maior parte dos botões de *P. cattleianum* expostos a *Prodecatoma carpophaga* forma galhas, sendo que menos de um quarto dos órgãos reprodutivos acompanhados foram abortados.

Existe uma parte dos órgãos reprodutivos que é abortada pela planta devido a fatores como a ocorrência e qualidade da polinização, quantidade de nutrientes disponíveis, ataque por outros organismos, posição do órgão e período de desenvolvimento (STEPHENSON, 1981; LEE, 1988); no entanto, como ilustrado nos gráficos 4.1 e 4.2, estas quantidades não apresentam diferenças acentuadas entre as árvores analisadas, exceto pela árvore 3 dos Mananciais da Serra, a qual possivelmente apresentava-se mais sensível aos fatores que limitam a produção de órgãos reprodutivos.

Os resultados obtidos com os testes talvez não possam ser extrapolados em termos quantitativos, dada a limitação da análise, mas indicam claramente a tendência das plantas a abortar os botões infestados.

## CONCLUSÕES

1. A galha dos frutos do araçazeiro é induzida por *Prodecatoma carpophaga* e há uma assembléia complexa de outros microhimenópteros associados.
  2. A galha é formada a partir de células dos tecidos da placenta, funículo, epiderme interna do ovário e parênquima de preenchimento do botão floral.
  3. As primeiras reações detectadas caracterizam reação de encapsulação por parte da planta.
  4. Ao longo do desenvolvimento da galha, detecta-se reorganização tecidual, com tecido nutritivo de acúmulo lipídico, parênquima de reserva e uma zona protetora com células com substâncias fenólicas que depois sofrem lignificação. Ocorrem cristais no parênquima da galha.
  5. Armazenamento de lipídeos em glândulas oleíferas, cristais e substâncias fenólicas são características da planta em que a galha se desenvolve e as características da galha podem ser interpretadas como resultantes da interação, não exclusivamente devidas ao inseto nem à planta.
  6. A galha apresenta diferentes níveis de prevalência conforme os locais de amostragem, ocorrendo com maior frequência no Primeiro Planalto Paranaense que no Litoral.
  7. A galha apresenta efeito deletério sobre a produção de sementes de *Psidium cattleianum*.
- Psidium longipetiolatum* apresenta mecanismos de resistência à galha, abortando os botões infestados.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

1. A identificação das larvas e seu comportamento na assembléia associada à galha, talvez por técnicas bioquímicas e/ou moleculares, poderia esclarecer definitivamente as relações na teia alimentar estudada.
2. Uma extensão do estudo das interações poderia indicar se todas as características da galha são devidas exclusivamente a *Prodecatoma carpophaga* ou se os inquilinos apresentam algum papel, p. ex., no alto grau de lignificação dos estágios finais de maturação da galha.
3. Futuras avaliações de impacto de *Prodecatoma carpophaga* sobre *Psidium cattleianum* deverão levar em conta a distinção dos hábitos de vida das demais espécies de vespas envolvidas, pois indutores parasitados podem manifestar menor eficácia para uso em controle biológico.
4. Amostragens mais extensivas poderiam indicar se há correspondência entre prevalências de localidades em altitudes semelhantes.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHAMSON, W.G. *et al.* 1991. The role of phenolics in goldenrod ball gall resistance and formation. *Biochemical Systematics and Ecology* 19(8): 615-622.
- ABRAHAMSON, W. G. & WEIS, A. E. 1997. Cap. 4: Host-Plant Resistance to Gallmaker Attack: The Plant-Gallmaker Encounter – The Plant's Perspective. *Evolutionary Ecology across Three Trophic Levels – goldenrods, gallmakers, and natural enemies*. Princeton: Princeton University Press. p. 102-136.
- ANDERSON, S. S. *et al.* 1989. Host genotype choice by the ball gallmaker *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *Ecology* 70: 1048-1054.
- ANGELO, A. C. 1997. A galha dos botões do araçazeiro, *Psidium cattleianum* Sabine, 1821 (Myrtaceae) e insetos associados. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Entomologia). Curitiba: Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. 95 f.
- ANGELO, A. C. 2001. Galhas entomógenas sobre *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae) e as hipóteses sobre interação herbívoro-planta. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas – Entomologia). Curitiba: Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. 88 f.
- ARDUIN, M. *et al.* 1989. Caracterização morfológica e biométrica de galhas foliares em *Struthanthus vulgaris* Mart. (Loranthaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 49(3): 817-823.
- ARDUIN, M. *et al.* 1991. Estudo morfológico de galha achatada em folha de *Struthanthus vulgaris* Mart. (Loranthaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 14: 147-156.
- BECK, S. D. 1965. Resistance of plants to insects. *Annual Review of Entomology* 10: 207-232.
- BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Nova Iorque: Chapman & Hall.
- BRONNER, R. 1992. The role of nutritive cells in the nutrition of Cynipids and Cecidomyiids. In: SHORTHOUSE, J. D. & ROHFRIETSCH, O. (Eds.). *Biology of insect-induced galls*. Nova Iorque: Oxford University Press. p. 118-140.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61(8): 255.
- BURKS, B.D. 1958. Three Species of *Eurytoma* important in biological control of weeds. Hymenoptera: Eurytomidae). *Entomological News* 19: 177-185.
- BURKS, B.D. 1971. A synopsis of the genera of the family Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Transactions of the American Entomological Society* 97(1): 1-89.
- BUSH, A. O. *et al.* 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology* 83(4): 575-583.
- BUTIGNOL, C. A. & PEDROSA-MACEDO, J. H. 2003. Biologia de *Neotrioza tavaresi* Crawford, 1925 (Hemiptera, Psyllidae), galhador da folha do araçazeiro (*Psidium cattleianum*). *Revista Brasileira de Entomologia* 47(1): 1-7.
- CAXAMBU, M. G. 1998. Morfologia e aspectos bioecológicos de *Lamprosoma azureum* Germar, 1824 (Chrysomelidae, Lamprosomatinae) associado a *Psidium cattleianum* Sabine, 1821 (Myrtaceae). Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Entomologia). Curitiba: Universidade Federal do Paraná. 65f.
- CLARIDGE, M. F. & DAWAH, H. A. 1994. Assemblages of herbivorous chalcid wasps and their parasitoids associated with grasses – problems of species and specificity. In: WILLIAMS, M. A. J. (Ed.). *Plant Galls – Organisms, Interactions, Populations*. Systematics Association Special Volume 49: 313-329.
- COSENS, A. 1913. Insect galls. *The Canadian Entomologist* 45: 380-384.

- COSTA-LIMA, A. 1916. Sobre alguns chalcidídeos parasitas de sementes de Myrtaceas. Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro 19: 193-203.
- COSTA-LIMA, A. 1960. Galhas. In: Insetos do Brasil. 11º Tomo – Hymenópteros (1ª parte). Série Didática n.º 13. [Rio de Janeiro]: Escola Nacional de Agronomia. p. 242-246.
- COSTA-LIMA, A. 1962. Insetos do Brasil. 12º Tomo - Hymenópteros (2ª parte). Série Didática n.º14. [Rio de Janeiro]: Escola Nacional de Agronomia. 393 p.
- CRESPI, B. J. *et al.* 1997. Ecology and evolution of galling thrips and their allies. *Annual Review of entomology* 42: 51-71.
- DALMOLIN, A. 2003. Biologia de vespas (Hymenoptera) associadas à galha-do-fruto do araçazeiro, *Psidium* spp. (Myrtaceae). Monografia (Bacharelado em Ciências Biológicas). Curitiba: Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. 60 f.
- DALMOLIN, A. *et al.* 2004. Novas espécies de *Prodecatoma* (Hymenoptera, Eurytomidae) associadas a galhas em frutos de duas espécies de *Psidium* L. (Myrtaceae), com comentários sobre *Prodecatoma spermophaga* Costa-Lima. *Revista Brasileira de Entomologia* 48(4): 519-528.
- DENNILL, G. B. 1987. Establishment of the gall wasp *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Pteromalidae) for the biological control of *Acacia longifolia* in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 19: 155-168.
- DENNILL, G. B. 1988. Why a gall former can be a good biocontrol agent: the gall wasp *Trichilogaster acaciaelongifoliae* and the weed *Acacia longifolia*. *Ecological Entomology* 13: 1-9.
- DIONG, C.H. 1983. Population biology and management of the feral pig (*Sus scrofa* L.) in Kipahulu Valley, Maui. Tese (PhD). Honolulu: University of Hawaii. 408 p.
- DELOACH, C. J. 1978. Considerations in introducing foreign biotic agents to control native weeds of rangelands. In: FREEMAN, T. E. *Proceedings of the IV International Symposium of Biological Control of Weeds*. Gainesville: University of Florida. p. 39-50.
- DESANTIS, L. 1980. *Catálogo de los Himenopteros Brasileños de la serie Parasitica incluyendo Bethyloidea*. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná. 395 p.
- DREGER-JAUFFRET, F. & SHORTHOUSE, J.D. 1992. Diversity of gall-inducing insects and their galls. In: SHORTHOUSE, J. D. & ROHFRIETSCH, O. (Eds.). *Biology of insect-induced galls*. Nova Iorque: Oxford University Press. p. 8-33.
- EDWARDS, P. J. & WRATTEN, S. D. 1981. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*. São Paulo: Editora Pedagógica e Universitária (EPU). 71 p.
- FEENY, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- FELT, E. P. 1940. *Plant Galls and Gall Makers*. Ithaca: Comstock Publishing Company. 361 p.
- FERNANDES, G. W. & MARTINS, R. P. 1985. As galhas: tumores de plantas. *Ciência Hoje* 4(19): 58-64.
- FERNANDES, G.W. *et al.* 1990. The occurrence of crystals in a cynipid leaf gall on *Quercus turbinella*. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 65: 377-383.
- FOSBERG, F. R. 1941. Varieties of the strawberry guava. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 54: 179-180.
- FOSBERG, F. R. 1962. Miscellaneous notes on hawaiian plants. *Occasional Papers of Bernice P. Bishop Museum*, 23(2): 29-44.
- GAHAN, P. B. 1984. *Plant histochemistry and cytochemistry*. Nova Iorque: Academic Press. 301 p.

- GIBSON, G. A. P. *et al.* 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea - a review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28: 87-124.
- GOEDEN, R. D. 1983. Critique and revision of Harris' scoring system for selection of insect agents in biological control of weeds. *Protection Ecology* 5: 287-301.
- GRISSELL, E. E. & SCHAUFF, M. E. 1997. A handbook of the families of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). 2<sup>a</sup> Ed. Washington: The Entomological Society of Washington. 87 p.
- HANSON, P. E. 1995. Eurytomidae. *In*: HANSON, P. E. & I. D. GAULD (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Nova Iorque: Oxford University Press. p. 336-342.
- HARRIS, P. & SHORTHOUSE, J. D. 1996. Effectiveness of gall inducers in weed biological control. *The Canadian Entomologist* 128: 1021-1055.
- HARTLEY, S. E. & JONES, C. G. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. *In*: CRAWLEY, M. J. *Plant Ecology*. 2<sup>a</sup> Ed. Oxford: BlackWell Science. p. 284-324.
- HAWAII NATURAL HERITAGE PROGRAM. 1998. Biological Reconnaissance of Portions of the Laepäo'o, Oneloa and Ahalanui Land Sections, Puna, HI. The Nature Conservancy of Hawaii, Honolulu. 12 p.
- HENDRIX, S. D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. *In*: DOUST, J. L. & DOUST, L. L. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Nova Iorque: Oxford University Press. p. 246-263.
- HILL, R. L. *et al.* 2000. The potential role of *Bruchophagus acaciae* (Cameron) (Hymenoptera: Eurytomidae) in the integrated control of *Acacia* species in South Africa. *In*: SPENCER, N.R. (ed.) *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Bozeman: Montana State University. p. 919-929.
- HODGES, C.S. 1988. Preliminary exploration for potential biological control agents for *Psidium cattleianum*. Technical Report 66. Honolulu: University of Hawaii at Manoa, Cooperative National Park Resources Studies Unit. 32 p.
- HORNER, J. D. & ABRAHAMSON, W. G. 1992. Influence of plant genotype and environment on oviposition preference and offspring survival in a gallmaking herbivore. *Oecologia* 90: 323-332.
- IMAI, K. & OHSAKI, N. 2004a. Oviposition site of and gall formation by the fruit gall midge *Asphondylia aucubae* (Diptera: Cecidomyiidae) in relation to internal fruit structure. *Entomological Science* 7: 133-137.
- IMAI, K. & OHSAKI, N. 2004b. Internal structure of developing aucuba fruit as a defence increasing oviposition costs of its gall midges *Asphondylia aucubae*. *Ecological Entomology* 29: 420-428.
- IHAKA R. & GENTLEMAN R., 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5: 299-314.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. Nova Iorque: McGraw-Hill. 523 p.
- KLEIN, R. M. 1990. *Espécies raras ou ameaçadas de extinção*. Vol. 1: Mirtáceas e Bromeliáceas. Rio de Janeiro: Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Diretoria de Geociências. p. 128-131.
- KOLESIK, P. & CUNNINGHAM, S. A. 2000. A new gall midge species (Diptera: Cecidomyiidae) infesting fruit of punty bush, *Senna artemisioides* (Caesalpinaceae) in Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 124: 121-126.
- KRAUS, J. & TANOUE, M. 1999. Morpho-ontogenetic aspects of entomogenous galls in roots of *Cattleya guttata* (Orchidaceae). *Lindleyana* 14(4): 204-213
- KRAUS, J. *et al.* 1996. Morfologia e ontogenia em galhas entomógenas de *Guarea macrophylla* subsp. *tuberculata* (Meliaceae). *Fitopatologia brasileira* 21: 349-356.

- LANDRUM, L. R. & SHARP, W. P. 1989. Seed coat characters of some American Myrtinae (Myrtaceae): *Psidium* and related genera. *Systematic Botany* 14(3): 370-376.
- LARSON, K. C. & WHITHAM, T. G. 1991. Manipulation of food resources by a gall-forming aphid: the physiology of sink-source interactions. *Oecologia* 88: 15-21.
- LEE, T. D. 1988. Patterns of fruit and seed production. In: DOUST, J. L. & DOUST, L. L. *Plant reproductive ecology – patterns and strategies*. Nova Iorque: Oxford University Press. p. 179-202.
- LEGRAND, C. D. & KLEIN, R. M.. 1977. Mirtáceas: Gênero 16: *Psidium*, p. 684-724. In: REITZ, P. R. (Ed.) *Flora Ilustrada Catarinense. I Parte: As Plantas*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p. 573-730.
- LEPSCHI, B. J. *et al.* 1999. Notes on the fruit gall fauna of *Anthocercis anisantha* (Solanaceae) in Western Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 123: 149-150.
- MACHADO, C. A. *et al.* 1996. Molecular phylogenies of fig pollinating and nonpollinating wasps and the implication of the origin and evolution of the fig wasp mutualism. *Journal of Biogeography* 23(4): 531-542.
- MANI, M. S. 1964. *Ecology of Plant Galls*. The Hague: Dr. W. Junk Publishers. 434 p.
- MANI, M. S. 1992. Introduction to cecidology. In: Shorthouse, J. D. & Rohfritsch, O. (Eds.). *Biology of insect-induced galls*. Nova Iorque: Oxford University Press. p. 3-7.
- MASCHINSKI, J. & WHITHAM, T. G. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American Naturalist* 134(1): 1-19.
- MELLO, M. O. & SILVA-FILHO, M. C. 2002. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 14(2): 71-81.
- MEYER, J. 1987. *Plant Galls and Gall Inducers*. Berlin – Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. 273 p.
- MEYER, J. & MAREUELLE, H. J. 1983. *Anatomie des Galles*. Berlin-Stuttgart: Gebrüder Borntraeger.
- MOURA, M. Z. D. 2003. Resistência, suscetibilidade e indução de galhas em *Lantana camara* L. (Verbenaceae). Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal). Belo Horizonte: Universidade Federal de Minas Gerais. 92 f.
- MUNGROO, Y. 1996. Restoration of Highly Degraded and Threatened Native Forest in Mauritius. Nairobi: UNEP/World Bank Africa Forest Policy Forum. 10 p.
- NADEL, H. & PEÑA, J. E. 1991. Seasonal oviposition and emergence activity of *Bephratelloides cubensis* (Hymenoptera: Eurytomidae), a pest of *Annona* species in Florida. *Environmental Entomology* 20(4): 1053-1057.
- NIEVES-ALDREY, J. L. 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín de la Sociedade Entomologica Aragonesa (SEA)* 23: 3-12.
- NOYES, J.S. 2003. Universal Chalcidoidea Database. Disponível online em <<http://www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index.html>>. Acesso em: 25 out. 2004.
- O'BRIEN, T. P. *et al.* 1965. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59(2): 368-373.
- PASCARELLA, J. B. 1996. The biology of *Periploca* sp. (Lepidoptera: Cosmopterigidae): a gall maker on *Ardisia escallonoidea* (Myrsinaceae). *Florida Entomologist* 79(4): 606-610.
- PEDROSA-MACEDO, J. H. 2000. Biology and behavior of the strawberry guava sawfly, *Haplostegus epimelas* Konow, 1901 (Hymenoptera: Pergidae) in southern Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 102(1): 129-134.
- PEDROSA-MACEDO, J. H. *et al.* 2000. Infestação de insetos potenciais para o controle biológico e as fases fenológicas de *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae) no estado do Paraná. In: HIGA, A. R. & LINGNAU, C. (coord.). *Pesquisa*

- Florestal Online: Anais. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias, 29 mai. – 02 jun. 2000. p. 27.
- PEREIRA, M. J. B. *et al.* 1997. Ciclo Biológico del Barrenador de Semillas de Guanabana (Hymenoptera: Eurytomidae). *Agronomía Tropical* 47(4): 507-519.
- PIO CORRÊA, M. 1984. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. V. 1. Rio de Janeiro: Imprensa Nacional. 747 p.
- POLADSKI, R. Relationship between the microhabitat and trophic conditions and the numbers of *Pissodes piceae* (Ill.) Col., Curculionidae) in stumps of *Abies alba* Mill. in the Świętokrzyski National Park (Poland). *Journal of Applied Entomology* 126: 207-211.
- POULIN, R. 1993. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology* 23(7): 937-944.
- PRESZLER, R. W. & PRICE, P. W. 1988. Host quality and sawfly populations: a new approach to life table analysis. *Ecology* 69: 2012-2020.
- PRONIER, I. *et al.* 1998. A histological study of the effect of feeding by *Smicronyx* spp. (Coleoptera: Curculionidae) larvae on seed production by *Striga hermonthica* (Scrophulariaceae). *Biological Control* 13: 152-157.
- PRICE, P. W. *et al.* 1986. Hypotheses on the adaptive nature of galls. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 88(2): 361-363.
- PRICE, P. W. 1987. Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology* 16(1): 15-24.
- PRICE, P. W. *et al.* 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of Biogeography* 25: 581-591.
- REDFERN, M. & ASKEW, R. R. 1992. Plant Galls. Naturalists' Handbooks 17. Slough: Richmond Publishing Co. pp. 1-23.
- REICZIGEL, J. & RÓZSA, L. 2001. *Quantitative Parasitology 2.0*. Budapeste, Hungria.
- RICKLEFS, R. E. 1990. Predation, Parasitism and Herbivory. *In: The economy of nature*. 3ª Ed. Nova Iorque: Freeman & Co. p. 402-438.
- ROHFRIE, O. 1992. Patterns in gall development. *In: SHORTHOUSE, J. D. & ROHFRIE, O. (Eds.). Biology of insect-induced galls*. Nova Iorque: Oxford University Press. p. 60-86..
- RONQUIST, F. & LILJEBLAD, J. Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution* 55(12): 2503-2522.
- RÓZSA, L. *et al.* 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology* 86(2): 228-232.
- SACCHI, C. F. *et al.*, 1988. Impact of shoot galler attack on sexual reproduction in the arroyo willow. *Ecology* 69: 2021-2030.
- SASS, J. E. 1951. *Botanical Microtechnique*. 2ª Ed. Ames: Iowa State College Press. 391 p.
- SHAW, D. J.; GRENFEL, B. T. & DOBSON, A. P. 1998. Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology* 117: 597-610.
- SCHMID, R. 1972. A resolution of the *Eugenia-Syzygium* controversy (Myrtaceae). *American Journal of Botany* 59(4): 423-236.
- SCHOONHOVEN, L. M. *et al.* 1998. *Insect-Plant Biology: From Physiology To Evolution*. Londres: Chapman & Hall. 409 p.
- SCHROEDER, C. A. 1946. Priority of the species *Psidium cattleianum* Sabine. *Journal of the Arnold Arboretum* 27: 314-315.

- SILVA, I. M. *et al.* 1995. Os tumores vegetais e seu impacto nas plantas. *Ciência Hoje* 18(108): 29-30.
- SIMMONDS, F.J. 1980. Biological control of *Cordia curassavica* (Boraginaceae) in Malaysia. *Entomophaga* 25(4): 363-364.
- SMITH, C. W. 1985. Impact of Alien Plants on Hawaii's Native Biota. *In*: STONE, C. P. & SCOTT, J. M. (eds.). *Hawaii's terrestrial ecosystems: preservation and management*. University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit/UH Press. Disponível online em: <[http://www.botany.hawaii.edu/faculty/cw\\_smith/impact.htm](http://www.botany.hawaii.edu/faculty/cw_smith/impact.htm)> Acesso em: 09 nov. 2001.
- SOUZA *et al.*, 2000. Anatomical and ultrastructural aspects of leaf galls in *Ficus microcarpa* L. f. induced by *Gynaikothrips ficorum* Marchal (Thysanoptera). *Acta Botanica Brasilica* 14(1): 57-69.
- SPACE, J.C. & FALANRUW, M. 1999. Observations on Invasive Plant Species in Micronesia. Documento apresentado ao Pacific Islands Comitee, Council of Western State Foresters, Majuro, Ilhas Marshall. 32 p.
- SREBOTNIK, E. & MESSNER, K. 1994. A simple method that uses differential staining and light microscopy to assess the selectivity of wood delignification by white rot fungi. *Applied and Environmental Microbiology* 60(4): 1383-1386.
- STATSOFT, Inc. 2001. *Statistica (data analysis software system)*, version 6. Tulsa, EUA.
- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- STERN, D. L. 1995. Phylogenetic evidence that aphids, rather than plants, determine gall morphology. *Proceedings of the Royal Society of London series B* 260: 85-89.
- STONE, G. N. & COOK, J. M. 1998. The structure of cynipid oak galls: patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Society of London series B* 265: 979-988.
- STONE, G. N. *et al.* 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology* 47: 633-668.
- STONE, G. N. & SCHONROGGE, K. 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution* 18(10): 512-522.
- TUNISON, T. 1991. Element stewardship abstract for *Psidium cattleianum* – Strawberry guava. Arlington, Virginia: The Nature Conservancy. 7p.
- VAZQUEZ-COOZ, I. & MEYER, R. W. 2002. A differential staining method to identify lignified and unlignified tissues. *Biotechnology and Histochemistry* 77(5-6): 277-282.
- VITORINO, M.D. *et al.* 2000. The biology of *Tectococcus ovatus* Hempel (Heteroptera: Eriococcidae) (*sic*) and its potential as a biocontrol agent of *Psidium cattleianum* (Myrtaceae). *In*: SPENCER, N.R. (ed.) *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. Bozeman: Montana State University, 4-14 Jul. 1999. p. 651-657.
- VOLGIN, S. & STEPANOVA, A. 2002. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Feijoa sellowiana* Berg та *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae Juss. – Myrtoideae) [Morphology and vascular anatomy of the flower in *Feijoa sellowiana* Berg and *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae Juss. – Myrtoideae)]. *Visnyk of L'viv University, Biology Series* 31: 66-76.
- WEIBLEN, G. D. 2002. How to be a fig wasp. *Annual Review of Entomology* 47: 299-330.
- WEIBLEN, G. D. 2004. Correlated evolution in fig pollination. *Systematic Biology* 53(1): 128-139.
- WIEBES-RIJKS, A. A. & SHORTHOUSE, J. D. 1992. Ecological relationship of insects inhabiting cynipid galls. *In*: Shorthouse, J. D. & Rohfritsch, O. (Eds.). *Biology of insect-induced galls*. Nova Iorque: Oxford University Press. p. 238-257.

- WILLIAMS, M. A. J. 1994. Plant Galls: a perspective. *In*: WILLIAMS, M. A. J. (Ed.). Plant Galls – Organisms, Interactions, Populations. Systematics Association Special Volume 49: 1-7.
- WILSON, F. 1964. The biological control of weeds. *Annual Review of Entomology* 9: 225-244.
- WIKLER, C. 1999. Distribuição geográfica mundial de *Psidium cattleianum* Sabine e um cecidógeno com possibilidades de utilização em controle biológico. Tese (Doutorado em Ciência Florestal). Curitiba: Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias. 135 f.
- WIKLER, C. 2000. Gall Former as a Biological Control for Strawberry Guava – *Psidium cattleianum*. *In*: SPENCER, N.R. (ed.) Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds. Bozeman: Montana State University, 4-14 Jul. 1999. p. 667-671.
- WIKLER, C. & PEDROSA-MACEDO, J. H. 2000. *Eurytoma* sp. – agente promissor para controle biológico do araçazeiro no Havaí. *Floresta* 27(1): 115-124.
- ZEROVA, M. D. 1992. Problems of phylogeny and developmental trends in the family Eurytomidae. *Chalcid Forum* 15: 1-6.