

Herbivoria foliar em *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Estado do Paraná, Brasil

Edmilson Bianchini^{1*} e Flavio Antonio Maes dos Santos²

¹Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, Cx. Postal 6001, 86051-970, Londrina, Paraná, Brasil. ²Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade de Campinas, Cx. Postal 6109, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brasil. *Autor para correspondência. e-mail: bianchi@uel.br

RESUMO. Investigaram-se os níveis de herbivoria foliar em indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart & Eichler) Engl. em sítios esporadicamente inundáveis e não inundáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27'S, 51°15'W), visando a determinar se a herbivoria afetava a regeneração desta espécie. Observou-se marcante similaridade nos níveis médios de herbivoria entre os sítios amostrais e no tempo. Somente uma pequena fração de folhas amostradas apresentou níveis consideráveis de danos (remoção de mais de 1/3 do limbo) e poucos indivíduos foram intensamente herbivorados. A herbivoria não influenciou a probabilidade de morte dos indivíduos e não afetou suas taxas de crescimento em altura. Conclui-se que a herbivoria não foi um fator limitante para a regeneração de *C. gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy.

Palavras-chave: *Chrysophyllum gonocarpum*, herbivoria, Sapotaceae, folivoria, sobrevivência, árvore tropical.

ABSTRACT. Leaf herbivory in *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae) in the State Park Mata dos Godoy in Londrina, state of Paraná, Brazil. The levels of leaf herbivory were studied in individuals of *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart & Eichler) Engl. in sporadically flooded areas and unflood areas of the State Park Mata dos Godoy (23°27'S, 51°15'W). The aim was to determine if herbivory affected the regeneration of this species. A relevant similarity was found in the average levels of herbivory among the sample sites and time. Only a small fraction of the sampled leaves presented considerable damage levels (removal of more than a third of the leaf area) and few individuals were intensely affected by herbivory. The herbivory did not influence the probability of death of the individuals nor affected their growth in high rates. Herbivory did not seem to be a limiting factor for *Chrysophyllum gonocarpum* regeneration in the State Park of Mata dos Godoy.

Key words: *Chrysophyllum gonocarpum*, leaf herbivory, Sapotaceae, survival, tropical tree.

Introdução

A herbivoria pode desempenhar um importante papel na dinâmica populacional, provocando um incremento na taxa de mortalidade dos indivíduos (Ehrlén, 1995) ou, por meio de forrageamento seletivo, alterar relações competitivas entre as espécies e outros atributos demográficos (Nuñez-Farfan e Dirzo, 1985). No entanto a influência da herbivoria sobre o estabelecimento de espécies arbóreas tem sido pouco estudada (Meiners *et al.*, 2000).

Em florestas tropicais estacionais, a periodicidade da herbivoria é particularmente importante, dado a sazonalidade dentro do ano e a considerável variação climática entre anos (Filip *et al.*, 1995). Têm sido observadas taxas menores de herbivoria nos períodos

secos que nos períodos chuvosos, em razão da variação na abundância dos herbívoros entre os períodos ou da variação na quantidade de folhas jovens nutricionalmente superiores (Coley e Barone, 1996). Entretanto, Meiners *et al.* (2000) observaram que a herbivoria por insetos aumentou a mortalidade e reduziu a emergência de novas plântulas em ano seco comparado a um ano de precipitação normal. Coley (1983) observou marcante variação nas taxas de herbivoria entre indivíduos e no tempo em duas espécies, na Ilha de Barro Colorado, enquanto Dirzo (1982 *apud* Nuñez-Farfan e Dirzo, 1985), estudando seis espécies arbóreas no México, não encontrou expressiva variação no grau de herbivoria entre sítios e no tempo.

Intensa herbivoria pode consumir elevada proporção de tecidos fotossintéticos e, desta forma, afetar o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Howe (1990) observou que extensa remoção de área foliar reduziu o crescimento em altura de indivíduos jovens de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb., especialmente os menores. Nascimento e Hay (1994) também verificaram redução no incremento em altura em plantas com até 100 cm de altura de *Metrodorea pubescens* St. Hil & Tull., provocada por altos níveis de remoção de área foliar (50% e 100%).

A espécie *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) é comum em vários fragmentos da Floresta Estacional Semidecidual na região Norte do Estado do Paraná (Soares-Silva *et al.*, 1992; Silva *et al.*, 1995; Bianchini *et al.*, 2003). Seus frutos servem de alimento para várias espécies animais, razão pela qual não pode faltar na composição de florestas heterogêneas destinadas à recuperação de áreas degradadas (Reitz, 1968). No campo, foi observado que as folhas de alguns indivíduos jovens apresentavam-se intensamente herbivoradas, sugerindo que a herbivoria poderia afetar a regeneração natural desta espécie. Visando a avaliar a influência da herbivoria foliar sobre *C. gonocarpum*, desenvolveu-se o presente estudo, buscando responder às seguintes questões: A herbivoria foliar varia durante o ano e entre os anos? Existem variações no grau de herbivoria entre os sítios? A disponibilidade de folhas jovens está relacionada a herbivoria foliar? A herbivoria afeta o crescimento dos indivíduos e a chance de sobrevivência dos mesmos?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27'S, 51°15'W), Londrina, Estado do Paraná, um remanescente da floresta estacional semidecidual com área de 680 ha e altitude média de 700 m (Bianchini *et al.*, 2001). O relevo, na porção norte, constitui uma planície e, na porção sul, apresenta algumas colinas paralelas com declives moderados. A encosta dessas colinas pode chegar até o ribeirão dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou terminar em uma área aluvial de 10-30 m de largura, sujeita a inundações (Bianchini *et al.*, 2001). Nesse local, foi observada maior abundância de *Chrysophyllum gonocarpum*, que nos sítios não alagáveis da porção norte.

Segundo a classificação de Köppen (1948), o clima da região é do tipo Cfa - clima subtropical úmido. A temperatura média anual é de 20,9°C. O mês de janeiro é o mais quente do ano (média de 23,8°C) e o mais frio é o mês de junho (média de 16,6°C), sendo comum a ocorrência de temperaturas inferiores a 2°C no período de maio a agosto. A média pluviométrica anual é de 1612,5 mm, sendo dezembro o mês mais chuvoso (229,2 mm) e

agosto o de menor precipitação (50,5 mm). A pluviosidade durante o verão é cerca de duas vezes maior que no inverno, caracterizando duas estações bem definidas quanto à precipitação. Os dados meteorológicos, para o período de janeiro de 1976 a outubro de 1997, foram obtidos junto ao Setor de Agrometeorologia do Instituto Agrônomo do Paraná (Iapar), Londrina, Estado do Paraná.

No Parque, foram demarcadas três áreas de 5000 m² cada, divididas em 50 parcelas de 10 m x 10 m, sendo uma na parte alagável da porção sul (AA) e as outras duas na parte não alagável da porção norte (ANA1 e ANA2), distando cerca de 2 km da primeira (Bianchini *et al.*, 2001). Em maio de 1995, todos os indivíduos de *C. gonocarpum* presentes nas parcelas foram marcados com plaquetas metálicas e suas alturas medidas com fita métrica ou estimada com auxílio de uma vara telescópica.

Para cada indivíduo marcado de *C. gonocarpum* com altura de até 1,5 m, contaram-se as folhas e estimou-se a área de cada folha removida por herbívoros. Para estimar o nível de herbivoria, foram estabelecidas as seguintes categorias: 1 - intactas; 2 - com até 1/3 do limbo removido por herbívoros; 3 - de 1/3 a 2/3 do limbo removido; 4 - mais de 2/3 do limbo removido.

As áreas foram revisitadas, semestralmente, até maio de 1997, sendo a altura de cada indivíduo novamente determinada. Os indivíduos com altura de até 1,5 m foram avaliados quanto ao nível de herbivoria foliar a cada semestre.

Para avaliar se o nível de herbivoria variava no tempo e no espaço, baseando-se na proporção apresentada por indivíduo, calculou-se, semestralmente, a porcentagem média de folhas em cada categoria de herbivoria estabelecida acima. Antes dos cálculos, a fim de aproximar de uma distribuição normal, as porcentagens foram transformadas em arco-seno da raiz quadrada da proporção mas, para a apresentação dos resultados, os dados foram re-transformados em porcentagens. Nesta análise, as áreas foram avaliadas separadamente.

Para verificar se a herbivoria influenciou no crescimento em altura dos indivíduos, calculou-se, para cada semestre, a taxa média de crescimento em altura das plantas intensamente herbivoradas (apresentavam todas as suas folhas com mais de 2/3 de sua área removida), no início do período avaliado. Como controle, determinou-se a taxa de crescimento em altura dos indivíduos que apresentavam todas as suas folhas intactas (não herbivoradas). Destes cálculos, foram excluídos os indivíduos recém-germinados (apenas um dado de altura) e os que apresentavam sinais de quebra (taxa de crescimento afetada pela quebra). Em razão do pequeno número de indivíduos na categoria intensamente herbivorada, não foi possível executar análise para cada área separadamente. Dessa forma, a fim de aumentar o

tamanho da amostra, os dados de cada área foram somados. Para esta análise, não foi considerado o período de nov/96 a maio/97, em razão do alagamento da AA no verão de 1997. O alagamento promoveu alteração do nível do solo por deposição e retirada (erosão) de sedimentos (Bianchini, 1998), o que interferiu na medição de altura dos indivíduos.

Avaliou-se, também, se os indivíduos intensamente herbivorados apresentavam maior probabilidade de morte que os indivíduos com todas as folhas intactas. As comparações foram realizadas por meio de teste de qui-quadrado (χ^2) entre o número observado de indivíduos mortos em cada grupo, no final de cada semestre analisado e o número esperado de mortes, aplicando-se a mesma proporção de mortalidade observada para o total dos indivíduos (intactos + intensamente herbivorados). Em razão do pequeno número de indivíduos intensamente herbivorados, somou-se os dados das três áreas para execução dos cálculos. Novamente, não se analisou o período entre novembro de 1996 e maio de 1997, pois o alagamento provocou a morte de muitos indivíduos, herbivorados ou não, constituindo-se no principal fator de mortalidade nesse período.

Resultados

As plantas analisadas (Tabela 1) produziram poucas folhas novas durante o período de estudo, o que pode ser comprovado pela taxa de incremento médio anual de folhas (0,1 folha ano⁻¹ na AA e 0,3 folha ano⁻¹ para ANA1 e ANA2). As folhas novas foram produzidas de setembro a novembro e a maioria das folhas maduras apresentou-se com aparência envelhecida. Mesmo as folhas herbivoradas mantinham-se presas à planta por períodos sucessivos, exceto as intensamente herbivoradas.

Tabela 1. Número de indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum*, com até 1,5 m de altura, em três áreas do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Estado do Paraná. AA – área alagável; ANA – área não alagável.

	AA	ANA1	ANA2
Maio/95	2395	269	166
Novembro/95	2221	248	161
Maio/96	2109	221	138
Novembro/96	1964	237	156
Maio/97	1304	216	143

As folhas herbivoradas apresentavam buracos na lâmina foliar, remoção de área foliar nas bordas, escavações do limbo (formações de túneis por destruição de células do mesofilo) e galhas.

A intensidade da herbivoria variou entre os indivíduos e entre as folhas de uma mesma planta. Em geral, os indivíduos apresentaram a maioria (acima de 60%) de suas folhas intactas ou com poucos sinais de herbivoria. Algumas plantas, geralmente vizinhas, foram completamente

desfolhadas por larvas de Lepidoptera (verdes, com cabeça e pernas torácicas definidas e pseudopernas em alguns segmentos do abdome). Essas plantas desfolhadas, geralmente, produziram novas folhas, principalmente os indivíduos maiores.

Comparando-se as três áreas avaliadas, em todos os períodos amostrados (Figura 1), verificou-se que a maioria das folhas (entre 65% e 80%) apresentou-se intacta ou com até 1/3 da área foliar removida por herbívoros, enquanto as outras duas categorias representavam uma fração menor de folhas (entre 20% e 35%). Observaram-se variações temporais nas porcentagens de folhas em cada categoria (Figura 1), não havendo, entretanto, tendência de aumentar a herbivoria em um período do ano.

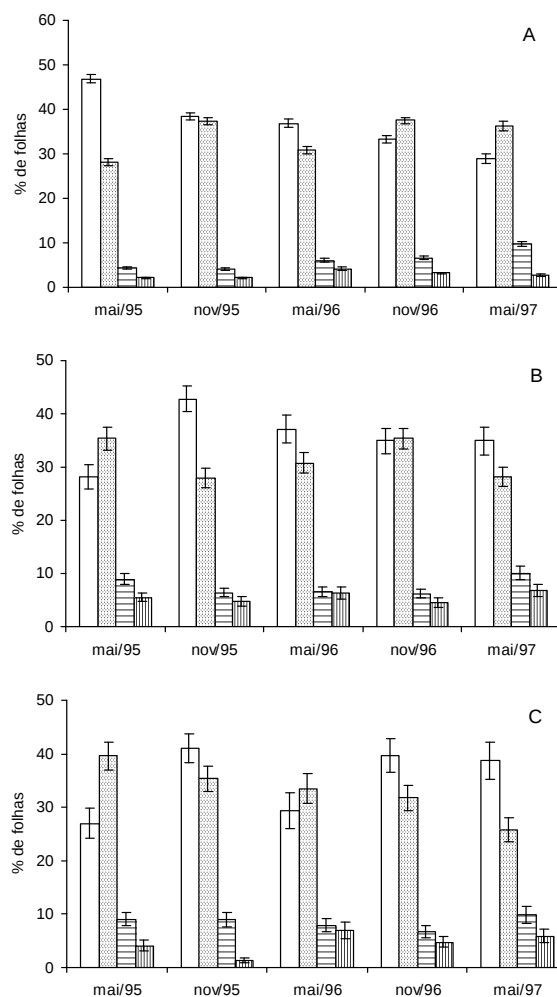


Figura 1. Porcentagem de folhas em cada categoria de herbivoria em plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* (com até 1,5 m de comprimento) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Estado do Paraná. A – área alagável; B – área não alagável 1; C – área não alagável 2. Legenda: colunas vazias – folhas intactas; colunas com pontos – com até 1/3 do limbo herbivorado; colunas com traços horizontais – com mais de 1/3 a 2/3 do limbo herbivorado; colunas com traços verticais – com mais de 2/3 do limbo herbivorado. A barra vertical em cada coluna indica o erro padrão.

A taxa de crescimento em altura dos indivíduos intensamente herbivorados (todas as suas folhas apresentavam remoção de mais de 66% de área) não foi significativamente diferente da taxa de crescimento dos indivíduos com todas as folhas intactas (Figura 2), embora com tendência da taxa ser menor nas plantas intensamente herbivoradas.

Também não se observaram diferenças estatisticamente significativas na proporção de mortes entre os indivíduos intensamente herbivorados, comparados aos indivíduos com todas as folhas intactas (Tabela 2), embora a proporção de indivíduos intensamente herbivorados que morreram tenha aumentado no período de nov/95-mai/96, quando comparada às proporções dos outros dois períodos.

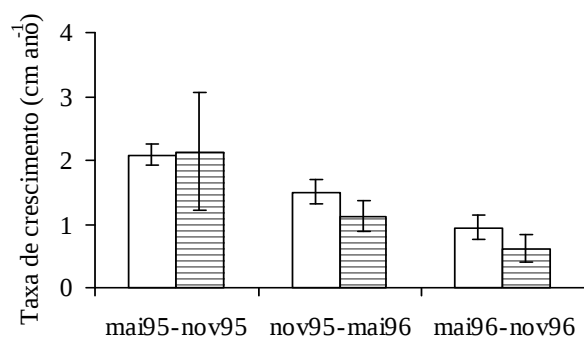


Figura 2. Taxa média de crescimento em altura (cm.ano⁻¹) dos indivíduos de *Chrysophyllum gonocarpum* (com até 1,5 m de comprimento) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Estado do Paraná. Colunas vazias = indivíduos com todas as folhas intactas; colunas com traços horizontais = indivíduos intensamente herbivorados (remoção de mais de 66% da área de cada uma de suas folhas). A barra vertical em cada coluna indica o erro padrão.

Tabela 2. Influência da herbivoria sobre a probabilidade de morte das plantas de *Chrysophyllum gonocarpum* (com até 1,5 m de altura) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Estado do Paraná. Grupo A - indivíduos com todas as folhas intactas; Grupo B - indivíduos com todas as folhas com mais de 75% de sua área removida por herbívoros. N - número inicial de indivíduos em cada grupo; M - número de indivíduos mortos no período; Me - mortalidade esperada. ns = p > 0,05

Período	Grupo	N	M	Me	χ^2	p
mai/95-nov/95	A	314	34	32	0,07	ns
	B	15	0	2	1,13	ns
	Total	329	34			
nov/95-mai/96	A	140	32	38	0,80	ns
	B	28	14	8	3,78	ns
	Total	168	46			
mai/96-nov/96	A	66	29	26	0,24	ns
	B	66	22	26	0,48	ns
	Total	132	51			

Discussão

Os tipos de danos observados nas folhas, a pequena extensão de área foliar removida e a presença de larvas de Lepidoptera em indivíduos desfolhados de *C. gonocarpum* indicam que, possivelmente, os insetos foram os principais herbívoros desta espécie. Vários estudos com outras espécies e em outros locais também concluíram que os insetos foram os herbívoros mais abundantes (Nuñez-Farfan e Dirzo, 1985; Cruz e Dirzo, 1987; Coley e Barone, 1996).

A grande maioria das folhas apresentou-se intacta ou pouco herbivorada (remoção de até 1/3 do limbo), padrão também observado em estudos desenvolvidos com outras espécies em outros locais (Cruz e Dirzo, 1987; Nascimento e Hay, 1994; Howlett e Davidson, 2001). Isto sugere que no Parque não existe herbívoro que atue seletivamente em plantas jovens de *C. gonocarpum*, diferentemente do que foi observado para *Peltogyne gracilipis* Ducke, em uma floresta dominada por esta espécie, na Amazônia (Nascimento e Proctor, 1994). Estes pesquisadores observaram remoção de mais de 90% da área foliar da copa de indivíduos de *P. gracilipis* por *Eulepidotis phrygionia* Hampson, um inseto generalista. Entretanto, alguns indivíduos adultos de *C. gonocarpum* apresentaram muitas folhas com sinais de herbivoria, sendo necessário avaliar mais detalhadamente estes indivíduos.

Não se observaram grandes diferenças nos níveis de herbivoria ao longo do ano, não se relacionando, portanto, com qualquer fenofase específica das plantas, em especial com a produção e expansão de folhas novas (Bianchini, 1998). Deve-se salientar que os indivíduos jovens produziram poucas folhas. Entretanto, provavelmente não deve ser esta a razão de não se evidenciar diferenças temporais na ação dos herbívoros, pois mesmo aquelas plantas que apresentaram maior incremento foliar, não se apresentaram mais herbivoradas que as demais. Em contraste, Filip *et al.* (1995) constataram, em espécies de uma floresta tropical decídua no México, maior herbivoria no início do que no final do período chuvoso, em razão da redução da qualidade nutricional das folhas.

Filip *et al.* (1995) não observaram diferenças importantes nos níveis de folivoria entre os três anos de estudos, para 10 espécies das 16 avaliadas por eles, embora, quanto à pluviosidade, os anos tenham sido muito diferentes. Isto sugere que outros fatores podem estar envolvidos. No Parque Estadual Mata dos Godoy, durante o inverno, temperaturas inferiores a 5°C são comuns, o que possivelmente poderia reduzir o número de insetos herbívoros.

Entretanto, durante o período de estudo, o inverno não foi rigoroso e não se observaram temperaturas extremas (Bianchini, 1998), o que provavelmente não afetou os herbívoros e, conseqüentemente, os níveis de herbivoria. Se este for o caso, um mecanismo dependente da densidade deveria regular o número de insetos herbívoros, uma vez que também não se constatou aumento nos níveis de herbivoria nos últimos intervalos amostrados.

O padrão de herbivoria foi semelhante entre as áreas alagáveis e não alagáveis, indicando que as características de cada área (Bianchini *et al.*, 2001) não influenciaram a população de herbívoros. Isto também sugere que os insetos não atuaram de maneira dependente da densidade, uma vez que a área alagável apresentou maior densidade (no mínimo, seis vezes maior) de *C. gonocarpum* que as áreas não alagáveis (Bianchini, 1998). Em *Lathyrus vernus* (L.), os herbívoros também atuaram de forma independente da densidade (Ehrlén, 1995).

O grau de herbivoria variou entre os indivíduos jovens de *C. gonocarpum*, observando-se desde plantas com todas as folhas intactas até indivíduos completamente desfolhados. Coley (1983) e Nascimento e Hay (1993) também observaram marcante variação no grau de herbivoria entre indivíduos de *Trichilia cipo* (A. Juss.) C. DC. e *Metrodorea pubescens*, respectivamente. Esta variação nas taxas de herbivoria entre indivíduos pode ser devida a diferenças genotípicas intrapopulacionais, como observado por Pritinen *et al.* (2003) em *Betula pendula* Roth.

O crescimento e a sobrevivência dos indivíduos de *C. gonocarpum* não foram influenciados pela herbivoria, indicando que a predação por herbívoros, provavelmente não tem influência direta sobre a dinâmica desta população. Possivelmente, a herbivoria também não se relacione com a assimetria de tamanho dos indivíduos, observada nas áreas amostrais (Bianchini, 1998). Nascimento e Hay (1994) observaram que a mortalidade de indivíduos de *Metrodorea pubescens* não foi uma consequência da remoção da área foliar, embora tenha afetado o crescimento dos indivíduos menores. Entretanto, Clark e Clark (1985) verificaram menor longevidade em plântulas de *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell com maior porcentagem de herbivoria em suas folhas primárias. Maior crescimento tem sido descrito para algumas espécies, após o ataque de herbívoros (compensatory growth) (McNaughton, 1983; Mendoza *et al.*, 1987). Entretanto, Belsky *et al.* (1993) questionam se realmente ocorre o crescimento compensatório ou se ele é uma resposta da planta a qualquer tipo de dano, não sendo uma

adaptação à herbivoria. Independente destas discussões crescimento compensatório não foi observado para os indivíduos de *C. gonocarpum*. Com base nos resultados, sugere-se que a herbivoria, provavelmente, não foi um fator limitante para a regeneração de *C. gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, assim como não foi para *Copaifera langsdorffii* Desf. em Floresta Ciliar no Distrito Federal (Leite e Salomão, 1992).

A herbivoria pode ter numerosos efeitos negativos sobre a aptidão das plantas, diminuindo o crescimento e a reprodução e reduzindo a habilidade competitiva (Coley e Barone, 1996; Tiffin, 2000). Para plantas jovens de *C. gonocarpum*, a herbivoria, nos níveis observados no Parque, não afetou a sobrevivência e crescimento dos indivíduos, estando de acordo com a observação de que baixas taxas de herbivoria têm pouco efeito sobre o crescimento e a mortalidade de plântulas estabelecidas de espécies arbóreas de vida longa e tolerantes à sombra (Howlett e Davidson, 2001). O dano, entretanto, provocado pelos herbívoros poderia se acumular em períodos sucessivos, debilitando os indivíduos, o que poderia torná-los mais vulneráveis à mortalidade por outras causas, tais como queda de ramos ou infecções secundárias por patógenos (Coley e Barone, 1996).

Referências

- BELSKY, A.J. *et al.* Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evol. Ecol.*, Dordrecht, v. 7, p. 109-121, 1993.
- BIANCHINI, E. *Ecologia de população de Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. 1998. Tese (Doutorado)-Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.
- BIANCHINI, E. *et al.* Spatial and temporal variation in the canopy cover in a tropical semi-deciduous forest. *Braz. Arch. Biol. Tech.*, Curitiba, v. 44, n. 3, p. 269-276, 2001.
- BIANCHINI, E. *et al.* Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em áreas alagáveis do município de Londrina, sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.*, São Paulo, v. 17, n. 3, p. 405-419, 2003.
- CLARK, D.B.; CLARK, D.A. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology*, New York, v. 66, n. 6 p. 1884-1892, 1985.
- COLEY, P.D. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology*, New York, v. 64, p. 426-433, 1983.
- COLEY, P.D.; BARONE, J.A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, Palo Alto, v. 27, p. 305-335, 1996.
- CRUZ, M DE LA; DIRZO, R. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a mexican rain forest. *Biotropica*, Lawrence, v. 19, n. 2, p. 98-106, 1987.

- EHRLÉN, J. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. I. Herbivory and individual performance. *J. Ecol.*, Oxford, v. 83, p. 287-295, 1995.
- FILIP, V. *et al.* Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a mexican tropical deciduous forest. *Biotropica*, Lawrence, v. 27, n. 1, p. 78-86, 1995.
- HOWE, H.F. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *J. Trop. Ecol.*, San Jose, v. 6, p. 259-280, 1990.
- HOWLETT, B.E.; DAVIDSON, D.W. Herbivory on planted dipterocarp seedlings in secondary logged forests and primary forests of Sabah, Malaysia. *J. Trop. Ecol.*, San Jose, v. 17, p. 285-302, 2001.
- KÖPPEN, W. *Climatologia*: con un estudio de los climas de la tierra. México: Fondo de Cultura Económica, 1948.
- LEITE, A.M.C.; SALOMÃO, A.N. Estrutura populacional de regenerantes de copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) em mata ciliar do Distrito Federal. *Acta Bot. Bras.*, São Paulo, v. 6, p. 123-134, 1992.
- MCNAUGHTON, S.J. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, Copenhagen, v. 40, p. 329-336, 1983.
- MEINERS, S.J. *et al.* Tree seedling establishment under insect herbivory: edge effects and inter-annual variation. *Plant Ecol.*, Dordrecht, v. 151, p. 161-170, 2000.
- MENDOZA, A. *et al.* Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.*, Oxford, v. 75, p. 545-554, 1987.
- NASCIMENTO, M.T.; HAY, J.D. Intraspecific variation in herbivory on *Metrodorea pubescens* (Rutaceae) in two forest types in Central Brazil. *Rev. Bras. Biol.*, Rio de Janeiro, v. 53, p. 143-153, 1993.
- NASCIMENTO, M.T.; HAY, J.D. The impact of simulated folivory on juveniles of *Metrodorea pubescens* (Rutaceae) in a gallery forest near Brasília, Federal District, Brazil. *J. Trop. Ecol.*, San Jose, v. 10, p. 611-620, 1994.
- NASCIMENTO, M.T.; PROCTOR, J. Insect defoliation of a monodominant Amazonian rainforest. *J. Trop. Ecol.*, San Jose, v. 10, p. 633-636, 1994.
- NUÑEZ-FARFAN, J.; DIRZO, R. Herbivoria y sucesion en una selva alta perennifolia. In: GOMEZ-POMPA, A.; DEL AMO, S.R. (Ed.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Xalapa: Alhambra Mexicana, 1985. v. 2, cap. 16, p. 313-332.
- PRITTINEN, K. *et al.* Genotypic variation in growth and resistance to insect herbivory in silver birch (*Betula pendula*) seedlings. *Oecologia*, Berlin, v. 137, p. 572-577, 2003.
- REITZ, R. Sapotáceas. In: REITZ, R. *Flora Catarinense*. Itajaí: Herbário "Barbosa Rodrigues", 1968.
- SILVA, F.C. *et al.* Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 3. Fazenda Bom Sucesso, município de Sapopema, Pr. *Acta Bot. Bras.*, São Paulo, v. 9, p. 289-302, 1995.
- SOARES-SILVA, L.H. *et al.* Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ciliares da bacia do rio Tibagi. 1. Fazenda Doralice, município de Ibiporã, Pr. *Rev. Inst. Florestal*, São Paulo, v. 4, p. 199-206, 1992.
- TIFFIN, P. Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? *Evol. Ecol.*, Dordrecht, v. 14, p. 523-536, 2000.

Received on April 20, 2005.

Accepted on September 26, 2005.