

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

200408512

Diversidade de Asteraceae e de insetos associados e padrões de uso
de hospedeiro por Tephritidae (Diptera) em diferentes componentes
da paisagem do Estado de São Paulo

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Soraia Diniz
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Soraia Diniz

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas para a obtenção
do Título de Doutor em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

Co-orientador: Prof. Dr. Paulo Inácio K. L. Prado

Campinas

2003

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

UNIVERSIDADE BC
CHAMADA UNICAMP
D615d
EX
IMBO BC/ 58346
LOC 16-11-04
D X
RECO R\$ 11,00
ATA 22-06-04
CPD

CM00198340-5

113 ID 317691

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

D615d

Diniz, Soraia

Diversidade de Asteraceae e de insetos associados e padrões de uso de hospedeiro por Tephritidae (Diptera) em diferentes componentes da paisagem do Estado de São Paulo / Soraia Diniz.--
Campinas, SP: [s.n.], 2003.

Orientador: Thomas Michael Lewinsohn

Co-orientador: Paulo Inácio de Kenegt Lopes de Prado

Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.

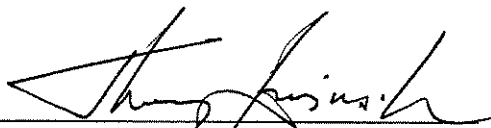
Instituto de Biologia.

1. Cerrado. 2. Interação inseto-planta. 3. Diversidade. I. Lewinsohn, Thomas Michael. II. Prado, Paulo Inácio de Kenegt Lopes de. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Campinas, 15 de dezembro de 2003

Banca Examinadora:

Dr. Thomas Michael Lewinsohn (Orientador)



Dra. Helena Castanheira de Moraes

Helena C Moraes

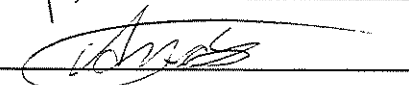
Dr. Carlos Roberto S. Dutra da Fonseca

CRSDFonseca

Dr. Ângelo Pires do Prado

Angelo Pires do Prado

Dr. André Victor Lucci Freitas



Dra. Vera Nisaka Solferini

Dr. José Roberto Trigo

A memória de meus queridos avós,
Francisco e Zélia

AGRADECIMENTOS

Agradecer, esta é a melhor parte. Família, amigos, orientadores, professores. Agradecer a paciência, a tolerância, o apoio moral. Desculpar-me pela ausência e pela presença mais ausente ainda. Lista enorme de nomes. Primeiramente, agradeço a meus pais. O exemplo, a seriedade, a alegria, o apoio, a vida. Ao companheiro, agradeço o amor profundo, a tarefa árdua de estar ao lado de alguém em “estado de tese”. Aos filhos, agradeço por existirem, por tornarem minha existência cheia de sentido e ternura. Os nomes: Tarcísio, Giselda, Geraldo, Cristiano, Luna e Sara. Aos meus irmãos, Sérgio, Rogério, Raquel, meu abraço.

Ao Thomas, pela orientação paciente e competente. Pelos tantos momentos travados e difíceis, que pôde permitir serem superados. Aprendi muito, muito com sua orientação, obrigada. Paulo, co-orientador, amigo, meu irmão. Inteligente demais esse menino. Obrigada pelas orientações e pelos pães de queijo. Todos de grande valia para alimentar a tese. Aos meus colegas de departamento da UFMT, pelo grande apoio.

Professores. Em especial, ao George Shepherd. Tornou compreensível o que para mim era incompreensível. Grande professor. Minha admiração eterna ao professor Brown. Obrigada por sua disciplina instigante. Ao professor João Semir pela identificação das *Vernonieae*. Ao Paulo Inácio, obrigada pela identificação da bicharada. Ao professor Benson, cuja influência foi determinante na minha formação.

Aos professores Helena Morais, Carlos Fonseca e André Freitas pela participação nesta tese através da leitura e avaliação na pré-banca. Aos professores Helena Morais, Carlos Fonseca, André Freitas, Ângelo Prado, Vera Solferini e José Roberto Trigo, pela participação na banca.

Meus colegas de laboratório, de campo, de festa, de choro. Umberto, Pirata, Rafael, Mário, Sílvia, Marina, Tehra, Dri, André. Sem vocês, como eu faria o campo? E pelos tantos toques ao longo do projeto. Ricardo, triou, triou, triou, até dar coceira no nariz. Obrigada meu amigo. Ah, têm o Carlinhos e a Gis, casal danado esse. Obrigada a vocês dois. Toninho, campo com ele é trabalho garantido! Obrigada! Mariana, Aida, Livia e Andrés obrigada pela força no campo e laboratório. Joaquim, você também ajudou demais, valeu. Gustavo é de outro laboratório, mas também me ajudou com seus palpites oportunos e inteligentes. Á Neusa, pelos nossos papos divertidos.

À Regina, por ter me ajudado a segurar a barra.

A todos da secretaria da pós, que me atenderam com tanta atenção, obrigada. Aos funcionários da Zoologia, sempre tão carinhosos, fica meu abraço, já saudoso. À Tó, pela amizade de tantos anos.

Ao coordenador da sub-comissão de Pós-Graduação em Ecologia, Prof. José Roberto Trigo e ao Coordenador da Pós-Graduação, Prof. João Vasconcellos Neto pelo apoio.

Ao Instituto Florestal de São Paulo, e ao Instituto de Botânica, na pessoa do Sr. Marcos Mecca, pela permissão de desenvolver o projeto em áreas de sua responsabilidade.

À CAPES pela bolsa de doutorado e ao Programa BIOTA/FAPESP pelo financiamento dos trabalhos de campo e laboratório.

Tudo, aliás, é a ponta de um mistério. Inclusive os fatos.

(João Guimarães Rosa)

Descobri que todos os caminhos levam a ignorância.

(Manuel de Barros)

Se de tudo fica um pouco,
mas por que não ficaria
um pouco de mim?

(Carlos Drummond de Andrade)

SUMÁRIO

Resumo	1
Abstract	2
Introdução Geral	3
 Capítulo 1: Uso Diferencial de Hospedeiras por Tefritídeos Endófagos de Capítulos de Asteraceae	
Introdução	12
Material e Métodos	14
Sistema de estudo	14
Áreas de Estudo	14
Metodologia	15
Resultados	17
<i>Xanthaciura</i> em Eupatorieae	17
<i>Tomoplagia</i> em Vernonieae	18
Discussão	19
Referências Bibliográficas	21
Tabelas	25
Figuras	26
 Capítulo 2: Efeito da Abundância e Concentração de Recurso sobre Uso de Hospedeiras e Riqueza de Insetos Endófagos em um Fragmento de Cerrado e um Pasto no Estado de São Paulo	
Introdução	31
Material e métodos	34
Sistema de Estudo	34
Áreas de Estudo	34
Procedimento de campo	35
Métodos de análise	36

Resultados	39
Caracterização do recurso	39
Efeito da abundância das hospedeiras na área	40
Efeito da abundância das hospedeiras nas parcelas	42
Efeito do número de capítulos da planta sobre uso de hospedeira e riqueza de insetos	44
Discussão	46
Padrão de uso de hospedeiras	46
Riqueza de insetos	52
Conclusões	55
Referências bibliográficas	57
Tabelas	62
Figuras.....	69

Capítulo 3: Diversidade de Espécies de Asteraceae e de Insetos Endófagos em Diferentes Componentes da Fisionomia da Paisagem do Estado de São Paulo

Introdução	80
Material e Métodos	85
Sistema de estudo.....	85
Áreas de estudo	87
Procedimento de campo	88
Métodos de análise.....	89
Análises de riqueza	89
Análises de similaridade	90
Análises de aninhamento	92
Resultados	93
Comparação da riqueza de Asteraceae e de insetos associados entre fisionomias.....	93
Similaridade entre comunidades de Asteraceae	96
Similaridade entre comunidades de Tephritidae	98

Aninhamento de comunidades de Asteraceae e de insetos em diferentes localidades e fisionomias	99
Discussão	101
Comparação da riqueza de Asteraceae e de insetos associados entre fisionomias.....	101
Relação da riqueza de insetos com a riqueza de plantas.....	104
Similaridade entre comunidades de Asteraceae e de insetos endófagos.....	105
Aninhamento de comunidades de Asteraceae e dos insetos associados em diferentes localidades e fisionomias	107
Conclusões	110
Referências Bibliográficas	111
Tabelas	119
Figuras.....	124
Conclusão Geral	138

RESUMO

Esta tese abordou os mecanismos determinantes da diversidade de espécies de Asteraceae e de dípteros tefritídeos associados aos seus capítulos em diferentes escalas e entre diferentes fisionomias da paisagem. O primeiro capítulo abordou os efeitos da abundância da planta hospedeira na área sobre o uso de recursos e os efeitos da posição dos capítulos na planta hospedeira sobre a seleção de sítios para oviposição por espécies de *Tomoplagia* e *Xanthaciura* no cerrado. As fêmeas utilizaram preferencialmente capítulos mais altos ou mais baixos dependendo da planta hospedeira e usaram o recurso desproporcionalmente em relação à sua disponibilidade. No segundo capítulo, testou-se efeito da abundância de recurso sobre padrão de uso e riqueza de tefritídeos e a hipótese da concentração de recurso de Root (1973) em condições naturais. A análise foi feita em diferentes escalas (área, parcelas e planta individual), no cerrado e no pasto. Os resultados confirmaram o uso desproporcional de recurso em relação a sua disponibilidade e o peso de capítulos pareceu ser importante na determinação da riqueza e uso. A taxa de infestação por planta foi inversamente proporcional ao número de capítulos. A hipótese de concentração de recursos foi corroborada apenas parcialmente, havendo diferença apenas nas abundâncias relativas de cada espécie de inseto, mas não na riqueza. O terceiro capítulo é uma descrição da variação da riqueza, composição e estrutura das comunidades de Asteraceae e de insetos associados aos capítulos, em cerrados, pastos e eucaliptais. Os cerrados apresentam comunidades mais ricas e mais similares que pastos e eucaliptais e não apresentam um alto grau de aninhamento indicando alta diversidade beta. As comunidades de plantas dos pastos eram subconjuntos parciais dos cerrados, com uma espécie dominante e alta diversidade beta. Os eucaliptais são subconjuntos completos dos cerrados e extremamente empobrecidos. A composição da comunidade de plantas, e mais precisamente, a presença de determinadas espécies de Asteraceae, foram mais importantes para explicar padrão de riqueza de comunidades de Tephritidae que o tipo fisionômico ou a riqueza de hospedeiras.

ABSTRACT

This thesis focused on the mechanisms determining the diversity of Asteraceae and flowerheads tephritids in different scales and different habitats of the landscape. The first chapter examines the effects of host-plant abundance on resource use by tephritids and the effects of flower-heads position on oviposition site selection by *Tomoplagia* and *Xanthaciura* species in cerrado. Females use preferentially higher or lower flowerheads, depending on the host plant species. It was found that reproductive females do not use (flowerhead) resources proportionally to their abundance. In the second chapter I tested how resource abundance affects the host use and tephritid richness. Furthermore, I tested the resource concentration hypothesis (Root 1973) under natural conditions. This analysis was performed in different scales (area, quadrat and individual plant) in cerrado and pasture sites. The results confirmed the disproportional resource use in relation to its abundance. Flower-heads weight was an important determinant of richness and resource use. The infestation ratio of host-plants was inversely proportional to flower-heads number. The resource concentration hypothesis was only partially corroborated, because there were differences only in insect abundance, but not in richness. The third chapter describe species richness, composition and structure of Asteraceae communities and associated insect species in cerrados, pastures and eucalyptus crops. The cerrado plant communities were the richest and more similar between localities than pastures and eucalyptus crops. These communities of different locals were not nested subsets of one another, indicating high beta diversity. The pasture plant communities were a partial subgroup of the cerrados, often with one dominant species and high beta diversity. The plant communities sampled in eucalyptus crops were subgroups of cerrado, but were extremely poor. The host-plants communities, and more exactly, the presence of *Chromolaena* species, were the most important to explain insect richness pattern than habitat type or host-plant richness.

INTRODUÇÃO GERAL

Em meados do século passado, a diversidade era vista como consequência de fenômenos locais e todos os estudos eram restritos a relações entre fatores bióticos e abióticos, em pequena escala. Este foi um período do determinismo local nos estudos ecológicos (Schluter e Ricklefs, 1993). Talvez levados pela necessidade de respostas mais urgentes para a alteração da natureza, na última década os ecólogos passaram a considerar os efeitos regionais sobre a diversidade, concluindo que a diversidade local não é resultado simplesmente de fatores que atuam em pequena escala e que, portanto, deve ser avaliada em um contexto histórico e geográfico (Ricklefs e Schluter, 1993).

No âmbito espacial, a diversidade total (gama) pode ser desmembrada em dois componentes: diversidade local (alfa) e a diferenciação de espécies entre habitats (beta) (Whittaker, 1972). A interdependência da diversidade local e regional depende muito do componente beta da diversidade (Ricklefs e Schluter, 1993). Teorias de diversidade local, baseadas na influência de processos regionais, não são irreconciliáveis com as teorias baseadas em interações locais de espécies. Ao contrário, são diferentes expressões de um sistema ecológico integrado dentro de cada região (Ricklefs e Schluter, 1993). Estudos macroecológicos passam a ser apontados como um caminho não só para a compreensão dos fatores que criam e mantêm a diversidade de espécies (Lawton, 1999), mas também, como um instrumento mais rápido e eficiente na geração de respostas para as mudanças globais.

Os estudos de comunidades de insetos fitófagos na zona temperada sugerem um importante papel dos processos regionais e históricos na determinação da estrutura local (Cornell, 1993). Entretanto, nos trópicos as comunidades locais podem estar muito distantes de alcançar um equilíbrio local estabelecido por eventos regionais e históricos em relação

às comunidades de áreas temperadas, por causa da maior influência de processos locais nos trópicos (Basset, 1996). Isto significa que os efeitos da fragmentação de habitat e estresse ecológico podem ser ainda mais pronunciados em sistemas tropicais que em temperados, resultando em perdas proporcionalmente maiores de biodiversidade local no primeiro sistema (Basset, 1996).

A escala representa para os ecólogos mais que um simples fator a ser acrescentado nos estudos de diversidade. Resultados de fenômenos locais não podem ser simplesmente extrapolados para uma escala mais ampla. Uma questão fundamental é o quanto a escala de observação influencia a descrição de um padrão, já que cada indivíduo e cada espécie experimentam o ambiente sobre uma gama única de escalas e portanto respondem a variabilidade individualisticamente (Levin, 1992). A importância relativa de cada processo na manutenção da diversidade de espécies também depende, crucialmente, da escala de investigação (Godfray e Lawton, 2001). Esta escala, por sua vez, representa um dos problemas para a realização de medida da riqueza na paisagem (Wagner e Edwards, 2001) devido a sua heterogeneidade espacial (Turner, 1989). O mosaico formado pela paisagem consiste de manchas de vários tipos de uso da terra que representam diferentes tipos de habitat. A escala na qual um habitat é relativamente homogêneo ou heterogêneo depende muito do tipo de habitat e da classificação dos habitats (Wagner e Edwards, 2001).

Entender a extensão e as causas da diversidade de insetos nos trópicos é um dos principais desafios da ecologia moderna (Godfray *et al.*, 1999). O estudo de comunidades de insetos tem mostrado que os principais paradigmas em ecologia de comunidades muitas vezes não são generalizáveis. Tais comunidades têm um papel importante ao testar paradigmas fundamentais para toda a Ecologia e desenvolver hipóteses alternativas (Price, 1983). O estudo da estrutura de tais comunidades permite investigações que abordam tanto

a teoria de biogeografia de ilhas (Strong *et al.*, 1984; Janzen, 1968, 1973) como aspectos da estrutura trófica de uma comunidade (Gilbert, 1980; Lewinsohn e Prado, no prelo).

A diversidade de insetos fitófagos é surpreendente. Existem pelo menos 300 mil espécies, contrastando com 8500 espécies de pássaros e 4500 de mamíferos. Estima-se que insetos fitófagos representam aproximadamente $\frac{1}{4}$ de todas as espécies vivas. Seus hospedeiros, as plantas verdes, perfazem outro tanto (Strong *et al.*, 1984). A associação de plantas e insetos herbívoros é uma das interações ecológicas mais importantes e freqüentes da natureza (Prado e Lewinsohn, 2000). Uma questão complementar à riqueza de espécies na caracterização de suas comunidades envolve a especialização alimentar dos diferentes fitófagos (Lewinsohn, 1988). Comunidades compostas principalmente por insetos especialistas podem ter padrões e processos organizadores completamente distintos entre si ou daquelas em que prevalecem generalistas (Gilbert e Smiley, 1978). Assim, a proporção de espécies especialistas e generalistas, torna-se outro parâmetro importante para caracterizar comunidades fitófagas e compreender seu funcionamento (Lawton e Schröder, 1978, Lewinsohn, 1988).

A alteração acelerada da paisagem no Brasil que tem ocorrido nas últimas décadas tem gerado um mosaico ambiental, composto por áreas verdes remanescentes ilhadas em meio aos diversos tipos de uso da terra. O Cerrado que cobria originalmente cerca de 2 milhões km², o que representa 23% da superfície do país, tem sido ocupado extensivamente por agricultura com ativo incentivo do governo, principalmente nos últimos 25 anos. Tais incentivos têm levado ao estabelecimento de um sistema de agricultura massiva altamente mecanizada e são parte da política para desenvolvimento e incorporação do centro do Brasil na economia nacional (Ratter *et al.*, 1997). Existem poucas reservas grandes (maiores que 25.000 ha) e estas não estão distribuídas igualmente ao longo do bioma.

Conseqüentemente, uma importante parte da diversidade ambiental do Cerrado não tem sido incorporada em um sistema de áreas protegidas (Silva e Bates, 2002). Apenas recentemente o Cerrado tem recebido atenção sob um ponto de vista conservacionista (Silva e Bates, 2002) sendo considerado como um dos 25 “hotspots” terrestres mais importantes do planeta (Myers *et al.*, 2000).

A paisagem do Estado de São Paulo representa uma boa oportunidade para entender o efeito do deflorestamento e fragmentação sobre a erosão da biodiversidade tropical (Metzger, 1997). O entendimento dos processos dinâmicos que ocorrem com a redução da área das manchas e aumento de seu isolamento é fundamental para a previsão da capacidade dos mosaicos de habitat em sustentar populações de espécies (Summerville e Crist, 2001). A cobertura florestal primitiva chegou a cobrir mais de 80% do território paulista e está reduzida, atualmente, a cerca de 12% (Toledo-Filho, 1984). As diferentes formações de Cerrado recobriam originalmente cerca de 14% do território paulista. No período de 1971 a 1973, as formações cerradão, cerrado e campo cerrado cobriam, respectivamente, 105.390 ha (0,42%), 784.990 (3,16%) e 148.390 ha (0,60%), totalizando 4,18% do território do estado (Serra-Filho, 1974). Muitas áreas de cerrado do Estado foram substituídas por monoculturas de espécies exóticas dos gêneros *Pinus* e *Eucalyptus* que apresentam alta produtividade, apesar da baixa fertilidade e alta saturação de alumínio dos solos (Durigan *et al.*, 1997).

Nesta tese, procuramos abordar os mecanismos determinantes de diversidade em diferentes escalas. O sistema estudado foi a comunidade de espécies hospedeiras da família Asteraceae em cerrados de São Paulo e a fauna associada aos capítulos destas plantas. Localmente, estudamos como a seleção da hospedeira no campo por dípteros tefritídeos é afetada ao nível da planta individual, pela posição e número de capítulos em cada planta

individual (capítulos 1 e 2); ao nível da população da hospedeira, como as abundâncias de plantas e de capítulos afetam o uso do recurso e, finalmente ao nível da comunidade de hospedeiras, como a densidade relativa das mesmas influencia o padrão de uso (capítulo 2).

O primeiro capítulo é um estudo preliminar dos efeitos da abundância sobre uso de recursos e da posição de capítulos na planta hospedeira sobre a seleção de sítios para oviposição. No segundo capítulo, além da detecção de padrões de uso de recurso, investigamos também como a disponibilidade do mesmo influencia a riqueza local de insetos associados. A hipótese da concentração de recursos de Root (1973) foi testada em condições naturais, através da comparação da riqueza e abundância de Tephritidae entre as comunidades de Asteraceae do cerrado e de uma área de pasto. Esta hipótese prediz que herbívoros têm mais probabilidade de encontrar e permanecer em hospedeiras que estão mais densas ou em monoculturas. Somente espécies especialistas alcançarão densidade relativa alta nestes ambientes mais simples, levando ao decréscimo da diversidade de herbívoros. No terceiro capítulo, o estudo salta da escala local para a paisagem. Investigamos então como as alterações da paisagem influenciam a riqueza, composição e estrutura das comunidades de Asteraceae e das comunidades de insetos associados, em fragmentos de cerrados, áreas de pastagem e plantações de eucalipto em cinco localidades do Estado de São Paulo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Basset, Y. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology* 77:1906-1919

- Cornell, H. V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness, pp. 243-252. *In* Ricklefs, R.E. e D. Schluter, eds. *Species Diversity in Ecological Communities; Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago:
- Durigan, G., G. A. D. C Franco, J. A. Pastore, e O. T. Aguiar. 1997. Regeneração natural da vegetação de cerrado sob floresta de *Eucalyptus citriodora*. *Revista do Instituto Florestal* 9: 71-85.
- Gilbert, L. E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity, pp. 11-33. *In* Soulé, M.E. e A. Wilcox, eds. *Conservation Biology - An Evolutionary-Ecological Perspective*. Sinauer, Sunderland.
- Gilbert, L. E. e J. T. Smiley. 1978. Determinants of local diversity in phytophagous insects: host specialists in tropical environments, pp. 89-104. *In* Mound, L.A. e N. Waloff, eds. *Diversity of Insect Faunas*. Blackwell, Oxford.
- Godfray, H. C. J e J. H. Lawton. 2001. Scale and species numbers. *Trends in Ecology e Evolution* 16:400-404 S.
- Godfray, H. C., O. T. Lewis e J. Memmott. 1999. Studying insect diversity in the tropics. *Philosophical Transactions of Royal Society of London (series B) Biological Sciences* 354: 1811-1824.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177-192.
- Lawton, J.H. e D. Schröder. 1978. Some observations on the structure of phytophagous insect communities: the implications for biological control. Gainesville: *Proceedings 4th International Symposium of Biological Control of Weeds*. p. 57-73
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.

- Lewinsohn, T. M. 1988. Composição e Tamanho de Faunas Associadas a Capítulos de Compostas. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Lewinsohn, T. M. e P. I. K. L. Prado, no prelo. Padrões de associação de insetos fitófagos com Compostas (Asteraceae) na Serra do Cipó. *I*: Fernandes, G.W. ed. Serra do Cipó: Ecologia e Evolução. Belo Horizonte.
- Metzger, J. P. 1997. Relationships between landscape structure and tree species diversity in tropical forests of south-east Brazil. *Landscape and Urban Planning*. 37: 29-35.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca, e Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Prado, P. I. K.L. e T. M. Lewinsohn. 2000. Associações inseto-planta no nível local e regional: Tephritidae e Vernonieae na Serra do Espinhaço, pp.405-422. *In* Martins, R.P., T. M. Lewinsohn e M.S. Barbeitos, eds. *Ecologia e Comportamento de Insetos*. (Série Oecologia Brasiliensis vol VIII). PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.
- Price, P. W. 1983. Hypotheses on organization and evolution in herbivorous insect communities, pp. 559-596. *In* Denno, R.F. e M.S. McClure, eds. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York.
- Ratter, J. A., S. Bridgewater, R. Atkinson e J. F. Ribeiro. 1996. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburg Journal of Botany* 53: 153-180.
- Ricklefs, R.E. e D. Schluter. 1993. Species diversity: regional and historical influences., pp. 350-363. *In* Ricklefs, R.E. e D. Schluter, eds. *Species Diversity in Ecological Communities; Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.

- Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- Schluter, D e R. E. Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem, pp. 1-10. *In* Ricklefs, R.E. e D. Schluter, eds. *Species Diversity in Ecological Communities; Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Serra-Filho, R. 1974. Levantamento da cobertura natural e de reflorestamento no Estado de São Paulo. *Bol. Técnico IF, São Paulo*, 11: 1-56.
- Silva, J. M. C. e J. M. Bates. 2002. Biogeographical patterns and conservation in the south american cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225-233.
- Strong, D.R., J. H. Lawton e R. Southwood. 1984. *Insect on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell, Oxford. 313 pp.
- Summerville, K. S. e T. O. Crist. 2001. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology* 82: 1360-1370.
- Toledo-Filho, D. V. 1984. Composição florística e estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado no município de Luis Antonio (SP). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:171-197.
- Wagner, H. H. e Edwards, P. J. 2001. Quantifying habitat specificity to assess the contribution of a patch to species richness at a landscape scale. *Landscape Ecology* 16: 121-131.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution of species diversity in land communities. *Taxon* 21:213-251

Capítulo 1

USO DIFERENCIAL DE HOSPEDEIRAS POR TEFRITÍDEOS ENDÓFAGOS DE CAPÍTULOS DE ASTERACEAE

INTRODUÇÃO

Os fatores que influenciam o espectro de hospedeiros de insetos têm sido um problema central nos estudos das interações inseto/planta (Futuyma e Moreno, 1985; Bernays e Graham, 1988; Ehrlich e Murphy, 1988; Jermy, 1984; Jaenike, 1990). Parte da biodiversidade do mundo resulta da especialização de populações de insetos em diferentes espécies de plantas, parcialmente através da evolução de preferência de oviposição em fêmeas (Thompson, 1998).

Segundo Fox e Morrow (1981), a amplitude da dieta não é uma propriedade da espécie em toda sua área geográfica. A variação de uso de hospedeiros entre locais pode resultar de diferenças genéticas na preferência entre populações ou, simplesmente, da variação em ocorrência e abundância de plantas diferentes em diferentes regiões dentro da distribuição geográfica do inseto (Fox e Morrow 1981; Thompson, 1988). O uso de plantas hospedeiras no campo por uma população de fêmeas, portanto, não reflete necessariamente uma preferência por determinadas espécies (Singer, 1983). Alguns insetos podem não usar sua planta preferida, em função da disponibilidade do recurso ou outros fatores ecológicos. Assim, preferência e uso de hospedeira, não têm, necessariamente uma relação direta.

Diferenças em abundâncias de hospedeiras podem ainda ser a causa primária de variações em uso de plantas entre espécies alopátricas de insetos (Rowell 1985a e b; Jaenike 1990). Em áreas onde as hospedeiras são abundantes, o limiar para aceitação de hospedeiro poderia permanecer alto de modo que insetos excluíssem hospedeiros secundários (Jaenike, 1990). Rausher (1980) encontrou que tanto abundância quanto adequação da planta hospedeira influenciam preferências das fêmeas e proporção de ovos postos nas hospedeiras da borboleta *Battus philenor*. As abundâncias relativas de muitas espécies de plantas, assim como as estruturas das populações das mesmas, entretanto, não são estáticas (Thompson, 1988). Conseqüentemente, em resposta ao clima ou outras mudanças ambientais, qualquer espécie a qualquer tempo pode sofrer expansão em sua área de distribuição em algumas regiões e contração em outras (Pielou, 1973).

Em insetos fitófagos, de um modo geral, a planta hospedeira é selecionada pela fêmea adulta e conseqüentemente o comportamento de oviposição é uma consideração primária nas teorias de evolução da variação de hospedeiro, por influenciar o crescimento e sobrevivência da prole de insetos fitófagos (Thompson, 1988). Para insetos endófagos de capítulos, particularmente, a seleção de locais de oviposição pela fêmea vai determinar diretamente a sobrevivência da prole, a qual depende de uma grande capacidade de adaptação às condições químicas, fisiológicas e fenológicas da planta (Straw, 1989, Zwölfer, 1982).

Neste capítulo, o objetivo foi realizar um estudo sobre a influência da abundância de hospedeiras no padrão de uso de recursos por espécies de Tephritidae dos gêneros *Xanthaciura* e *Tomoplagia*. Mais especificamente, verificar se fêmeas utilizaram preferencialmente capítulos em determinadas posições da planta hospedeira.

MATERIAL E MÉTODOS

Sistema de estudo

Para este estudo, foram selecionados dois gêneros de Tephritidae, *Xanthaciura* e *Tomoplagia*, cujas espécies são endófagas principalmente das tribos Eupatorieae e Vernonieae, respectivamente. Eupatorieae e Vernonieae são as maiores tribos de Asteraceae no Brasil e possuem o maior número de espécies de Tephritidae associados (Prado *et al.*, 2002). *Xanthaciura* é um gênero conhecido das regiões centro-oeste, sudeste, sul e nordeste do Brasil e está associado também a Heliantheae (Prado *et al.*, 2002). *Tomoplagia* é o gênero dominante da fauna de Tephritidae de capítulos do Brasil, compreendendo 31% das espécies e 35 dos indivíduos obtidos por Prado *et al.* (2002).

Áreas de estudo

Três áreas foram selecionadas, duas para o estudo de espécies associadas a Eupatorieae e uma terceira visando o estudo de espécies associadas a Vernonieae. A primeira, amostrada em abril de 2000, foi um local com aproximadamente 10.000 m² no bairro Vale das Garças em Campinas, que por ser parcialmente alagável era mantido com a vegetação natural. Houve, entretanto, uma queimada de toda a área antes do término deste estudo, prejudicando a estimativa da abundância local das hospedeiras. A segunda área, amostrada em maio de 2000, foi um fragmento de cerrado na Estação Ecológica de Moji-Guaçu (Martinho Prado, SP). Esta Estação tem cerca de 980 hectares de cerrado e mata ciliar. A terceira foi uma área montanhosa e rochosa, com vegetação de campo sujo, na

Fazenda Manga, km 118 da Rodovia D. Pedro I (Campinas, SP), amostrada durante o mês de agosto de 2000.

Metodologia

Em cada área de estudo, três transeções paralelas de 50 m foram traçadas a intervalos de 15 m. Foram sorteados dez pontos em cada transeção e o indivíduo de cada espécie hospedeira mais próximo ao ponto foi amostrado. Para cada planta foi anotada a espécie e coletadas amostras de capítulos posicionados na parte mais alta e na mais baixa da mesma (45 de cada posição nas Eupatorieae e 200 nas Vernonieae). Estes foram colocados em frascos de 50 a 500 ml, dependendo do tamanho dos capítulos, com tampas teladas para obtenção de adultos em laboratório.

A estimativa da abundância relativa das espécies de plantas hospedeiras foi feita diferentemente em cada localidade. No brejo no bairro Vale das Garças, a amostragem foi feita grosseiramente, devido à queima da área. Nas poucas áreas remanescentes foram lançados três quadrados de 100 m² e contado o número de indivíduos de cada espécie. Associado a este resultado, o esforço amostral, ou seja, a distância percorrida para localização de cada indivíduo de cada espécie por transeção forneceu uma medida grosseira da abundância de cada hospedeira. No cerrado da Estação Ecológica de Moji-Guaçu, foram sorteadas 20 parcelas, do total de 200 parcelas de 20 m². Estas foram feitas a partir da trilha (100 de cada lado), ao longo da qual foram realizadas as coletas. No campo sujo da Fazenda Manga foram feitas seis transeções de 25 x 5m.

Como estimativa do número total de capítulos na área de cada espécie hospedeira foi usado o produto da média de capítulos de dez indivíduos (selecionados aleatoriamente)

pelo número de plantas nas transeções ou parcelas. Para Eupatorieae, a contagem do número de capítulos destes indivíduos foi feita através da coleta de todos os capítulos. Para a tribo Vernonieae, devido às plantas possuírem porte arbóreo e alto número de capítulos, foi necessário realizar uma estimativa, selecionando-se, arbitrariamente, um ramo com inflorescências para cada indivíduo para representar uma unidade amostral cujos capítulos foram contados. Foram também contadas as unidades correspondentes no indivíduo. O total estimado de capítulos em cada indivíduo foi obtido multiplicando-se o total de unidades no indivíduo pelo total de capítulos da unidade amostral.

O uso do recurso foi verificado através da comparação do número de insetos adultos emergidos com: (a) a abundância de cada hospedeira no campo; (b) o número de capítulos estimado de capítulos na área, (c) número de capítulos amostrados para cada hospedeira através do teste do qui-quadrado.

A taxa de infestação foi calculada pela divisão do número de insetos obtidos em cada amostra pelo número de capítulos da amostra, multiplicada por 100.

As comparações das taxas entre espécies e entre posições do capítulo na planta foram feitas através dos testes não paramétricos de Kruskal-Wallis (para três comparações) e Mann-Whitney (para duas comparações).

RESULTADOS

***Xanthaciura* em Eupatorieae**

No cerrado da Estação Ecológica de Moji-Guaçu, ocorreram três espécies, *Chromolanea odorata*, *C. squalida* e *C. pedunculosa* das quais emergiram praticamente

apenas uma espécie de Tephritidae, *Xanthaciura* sp. *Chromolaena odorata* apresentou maior abundância que as demais, mas menor disponibilidade de capítulos devido ao seu avançado estado fenológico (Tab. 1).

C. squalida foi desproporcionalmente mais usada em relação a sua disponibilidade, como mostra claramente a Fig. 1, considerando tanto a abundância de plantas na área ($\chi^2 = 34$, gl = 2, $P < 0,001$), como o número estimado de capítulos na área ($\chi^2 = 251$, gl = 2, $P < 0,001$) ou número de capítulos amostrados ($\chi^2 = 6,2$, gl = 2, $P < 0,05$). A taxa de infestação média por planta foi superior para *C. squalida* (teste estatístico de Kruskal-Wallis = 6,9, gl = 2, $n = 87$, $P < 0,05$). Quando o *outlier* (planta com infestação de 80 %) foi retirado da análise, a diferença das taxas de infestação entre as hospedeiras não foi significativamente relevante (Fig. 2a, teste estatístico de Kruskal-Wallis = 5,76, gl = 2, $n = 86$, $P = 0,056$).

Os resultados também indicaram que as fêmeas de *Xanthaciura* sp não utilizaram diferencialmente capítulos altos e baixos de suas espécies hospedeiras (*C. odorata*: Mann-Whitney = 151,5, gl = 1, $n = 39$, $P > 0,05$; *C. pedunculosa*: Mann-Whitney = 174, gl = 1, $n = 39$, $P > 0,05$; *C. squalida*: Mann-Whitney = 57, gl = 1, $n = 33$, $P > 0,05$, Fig. 2b, c e d respectivamente).

No brejo do Vale das Garças ocorreram três espécies hospedeiras, *Barrosoa betonicaeformis*, *Chromolaena laevigata* e *Eupatorieae* sp1, sendo que a última apresentou maior abundância de plantas e a segunda maior disponibilidade de capítulos. Destas emergiram principalmente *Xanthaciura biocellata* e *X. chrysura* e ambas ocorreram praticamente apenas em *C. laevigata* (Tabela 2, Fig. 3 e Fig. 4a e b). Em média, capítulos altos e baixos de cada planta não sofreram taxas de infestação significativamente diferentes

(Fig. 4 c, Mann-Whitney = 2291, gl = 1, $P > 0,05$; Fig. 4d, Mann-Whitney = 2186, gl = 1, $P > 0,05$).

Tomoplagia em Vernonieae

Na Fazenda Manga, as espécies hospedeiras da tribo Vernonieae encontradas foram *Vernonanthura ferruginea* e *Vernonanthura phosphorica*. A taxa de infestação por *Tomoplagia minuta* foi superior em *V. ferruginea*, a qual apresentou menor abundância de plantas, mas maior número de capítulos que *V. phosphorica* (Tabela 3). O uso de *V. ferruginea* foi desproporcional a sua abundância, ao número total de capítulos na área e ao número de capítulos coletados ($\chi^2 = 82$, gl = 1, $P < 0,001$; $\chi^2 = 19$, gl = 1, $P < 0,001$; $\chi^2 = 49$, gl = 1, $P < 0,001$, respectivamente, Fig. 5). A taxa média de infestação por planta também foi significativamente superior em *V. ferruginea* (Mann-Whitney = 571, gl = 1, $P < 0,05$; $n = 59$, Fig. 6 a). A taxa média de infestação por planta não diferiu entre capítulos altos e baixos tanto de *V. ferruginea*, como de *V. phosphorica* (Mann-Whitney = 319, gl = 1, $P > 0,05$, $n = 46$, Fig. 6 b e Mann-Whitney = 5306, gl = 1, $P > 0,05$, $n = 50$, Fig. 6 c, respectivamente).

DISCUSSÃO

Todas as espécies de Tephritidae estudadas, *Xanthaciura chrysura*, *X. biocellata*, *X.* sp e *Tomoplagia minuta* utilizaram principalmente uma espécie hospedeira no campo, desproporcionalmente a sua disponibilidade medida pela abundância de plantas e número

de capítulos. Para as espécies de *Xanthaciura* isto foi particularmente interessante porque estas ocorrem em um grande número de hospedeiras de diferentes gêneros de Eupatorieae no Brasil (Prado *et al.*, 2002). Isto pode significar que, embora possuam amplo espectro de hospedeiro (dentro da tribo), existam “preferências” locais, que podem ser consequência de especialização local. Experimentos individuais de preferência são necessários para verificar esta hipótese, porque preferências por determinados recursos não podem ser deduzidas de padrões de uso ao nível da população de insetos (Singer e Thomas, 1992). Singer e Thomas (1992) apresentaram três razões básicas para justificar essa dificuldade: (1) o mesmo padrão de uso pode ser produzido por uma variedade de distribuição de preferências em uma população; (2) se a preferência for definida como a probabilidade relativa de aceitar itens encontrados (Singer, 1986), então a variação entre indivíduos no uso de recurso pode refletir variação estocástica nos recursos que são encontrados e percebidos, ao invés de variação em preferência e (3) qualquer fator que afete a distribuição espacial de indivíduos (como predação) afetará o uso de recursos, independentemente de preferência.

A oviposição em capítulos de diferentes posições da hospedeira permitiria a um maior número de espécies utilizar as mesmas plantas com reflexos na riqueza de insetos de cada planta e conseqüentemente na riqueza local de insetos. Entretanto, aparentemente não há uso diferencial de capítulos. Provavelmente, a fenologia da planta e número de capítulos disponíveis a dado tempo são mais importantes na seleção do capítulo, que propriamente a posição em que se encontra na planta.

Diversos fatores podem ser invocados para explicar os resultados quanto à seleção de sítios para oviposição por fêmeas das espécies estudadas: dentre eles, a experiência do adulto (Papaj e Prokopy, 1988, 1989), carga de ovos e idade da fêmea (Prokopy *et al.*, 1994, Courtney *et al.*, 1989) ou escape de inimigos naturais (Bernays e Graham, 1988, Mira

e Bernays, 2002, Berdegué *et al.*, 1998). Entretanto, para validar qualquer um deles são necessários futuros estudos que incluam desenhos experimentais apropriados. Este estudo sugere futuras investigações sobre a relação entre preferência de oviposição e desenvolvimento da prole para espécies de Tephritidae. Estes têm sido desenvolvidos para vários grupos de insetos fitófagos (Larsson e Strong, 1992, Larsson *et al.*, 1995, Craig *et al.*, 1999, Nylin e Janz, 1993, Janz *et al.*, 1994 entre outros), principalmente após a revisão feita por Thompson (1988) mostrando a incongruência entre estes dois fatores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Berdegué, M., S. R. Reitz e J. T. Trumble. 1998. Host plant selection and development in *Spodoptera exigua*: do mother and offspring know best? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 89: 57-64
- Bernays, E. A. e M. Graham. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892.
- Courtney S. P., G. K. Chen, A. Gardner. 1989. A general-model for individual host selection. *Oikos* 55: 55-65
- Craig, T. P., W. G. Abrahamson J. K. Itami e J. D. Horner. 1999. Oviposition preference and offspring performance of *Eurosta solidaginis* on genotypes of *Solidago altissima*. *Oikos* 86: 119-128.
- Ehrlich, P. R. E e D. D. Murphy. 1988. Plant chemistry and host range in insect herbivores. *Ecology* 69: 908-909.

- Fox, L. R. e P. A. Morrow. 1981. Specialization – species property or local phenomenon. *Science* 211: 887-893.
- Futuyma, D. J. e G. Moreno. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology Systematics* 19: 207-233.
- Jaenike, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology Systematics* 21: 243-273.
- Janz, N., S. Nylin e N. Wedell. 1994. Host plant utilization in the comma butterfly: sources of variation and evolutionary implications. *Oecologia* 99:132-140.
- Jermý, T. 1984. Evolution of insect/host plant relationships. *American Naturalist* 124: 609-630.
- Larsson, S. e D. R. Strong. 1992. Oviposition choice and larval survival of *Dasineura marginemtorquens* (Diptera: Cecidomyiidae) on resistant and susceptible *Salix viminalis*. *Ecological Entomology* 17: 227-232.
- Larsson, S., C. Glynn e S. Höglund. 1995. High oviposition rate of *Dasineura marginemtorquens* on *Salix viminalis* genotypes unsuitable for offspring survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 77: 263-270.
- Mira, A. e E. A. Bernays. 2002. Trade-offs in host use by *Manduca sexta*: plant characters vs natural enemies. *Oikos* 97: 387-397
- Nylin, S. e N. Janz. 1993. Oviposition preference and larval performance in *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae): the choice between bad and worse. *Ecological Entomology* 18: 394-398.
- Papaj, D. R. e R. L. Prokopy. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 34: 315-350.

- Papaj, D. R. e R. J. Prokopy. 1988. The effect of prior adult experience on components of habitat preference in the apple maggot fly (*Rhagoletis pomonella*) *Oecologia* 76: 538-543.
- Pielou, E. C. 1973. Geographic variation in host-parasite specificity, pp. 103-123. *In* Bartlett, M. S. e R. W. Hiorns, eds. The mathematical theory of the dynamics of biological population. Academic Press, London.
- Prado, P. I., T. M. Lewinsohn, A. M. Almeida, A.L. Norrbom, B. D. Buys, A. C. Macedo, e M. B. Lopes. 2002. The fauna of tephritidae (Diptera) from capitula of Asteraceae in Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104: 1007-1028.
- Prokopy, R.J., B.D. Roitberg e R. I. Vargas. 1994. Effects of egg load on finding and acceptance of host fruit in *Ceratitis capitata* flies. *Physiological Entomology* 19: 124-132.
- Rausher, M. D. 1980. Host abundance, juvenile survival and oviposition preference in *Battus philenor*. *Evolution* 34: 343-355.
- Rowell, C. H. F. 1985a. The feeding biology of a species-rich genus of rainforest grasshoppers *Rhachicreagra* (Orthoptera: Acrididae) I. Foodplant use and foodplant acceptance. *Oecologia* 68: 87-98.
- Rowell, C. H. F. 1985b. The feeding biology of a species-rich genus of rainforest grasshoppers *Rhachicreagra* (Orthoptera: Acrididae) II. Foodplant preference and its relation to speciation. *Oecologia* 68: 99-104.
- Singer, M. C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution* 37: 389-403.

- Singer, M. C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects, pp. 65-94. *In* J. R. Miller e T. A. Miller, eds. Insect plant interactions. Springer, New York.
- Singer, M.C. e C.D. Thomas. 1992. The difficulty of deducing behavior from resource use: an example from hilltopping in checkerspot butterflies. *American Naturalist* 140: 654-664.
- Straw, N. A. 1989 The timing of oviposition and larval growth by two tephritid fly species in relation to host-plant development. *Ecological Entomology* 14: 443-454.
- Thompson, J. N. 1988. Coevolution and alternative hypotheses on insect/plant interactions. *Ecology* 69: 893-895.
- Thompson, J. N. 1998. The evolution of diet breadth: monophagy and polyphagy in swallowtail butterflies. *Journal of Evolution. Biology* 11: 563-578
- Zwölfer, H. 1982. Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. CEC/IOBS Symposium, Athens, nov. 1982.

Tabela 1. Abundância relativa (ind/m²), número estimado de capítulos na área, número de capítulos amostrados (superiores e inferiores) e abundância de indivíduos de *Xanthaciura* sp emergidos das espécies hospedeiras *Chromolaena odorata*, *C. pedunculosa* e *C. squalida* no cerrado da Estação Ecológica de Moji-Guaçu.

Hospedeiras	Abundância de plantas	Capítulos na área	Posição do capítulo na planta	Capítulos amostrados	<i>Xanthaciura</i> sp
<i>Chromolaena odorata</i>	0,06	4666,6	Superior	493	14
			Inferior	263	2
			Total	756	16
<i>Chromolaena pedunculosa</i>	0,02	2481,6	Superior	1625	17
			Inferior	945	15
			Total	2570	32
<i>Chromolaena squalida</i>	0,01	228,5	Superior	1975	35
			Inferior	625	20
			Total	2600	55
Total	0,09	20361,1	Superior	4093	66
			Inferior	1833	37
			Total	5926	103

Tabela 2. Abundância relativa (ind/m²), número estimado de capítulos na área, número de capítulos amostrados (superiores e inferiores) e abundância de indivíduos de *Xanthaciura biocellata* e *X. chrysura* emergidos de *Barrosoa betonicaeformis*, *Chromolaena laevigata* e *Eupatorieae* sp1. no Vale das Garças.

Hospedeiras	Abundância de plantas	Capítulos na área	Posição do capítulo na planta	Capítulos amostrados	<i>X. biocellata</i>	<i>X. chrysura</i>
<i>Chromolaena odorata</i>	0,07	229,5	Superior	1066	0	1
			Inferior	388	0	0
			Total	1454	1	1
<i>Chromolaena pedunculosa</i>	0,03	2636,5	Superior	1337	9	22
			Inferior	1215	14	18
			Total	2552	23	40
<i>Chromolaena squalida</i>	0,32	1942	Superior	1288	5	1
			Inferior	579	1	1
			Total	1822	6	2
Total	0,09	4807,7	Superior	3691	14	24
			Inferior	2182	16	19
			Total	5328	30	43

Tabela 3. Abundância relativa (ind/m²), número estimado de capítulos na área, número de capítulos amostrados (superiores e inferiores) e abundância de indivíduos de *Tomoplagia minuta* emergidos em *Vernonanthura ferruginea* e *V. phosphorica* na Fazenda Manga

Hospedeiras	Abundância de plantas	Capítulos na área	Posição do capítulo na planta	Capítulos amostrados	<i>T. minuta</i>
<i>Vernonanthura ferruginea</i>	0.006	152366	Superior	5523	110
			Inferior	3600	31
			Total	9323	141
<i>Vernonanthura phosphorica</i>	0.018	106783	Superior	5218	25
			Inferior	4444	25
			Total	9662	50
Total	0.024	259149	Superior	10741	135
			Inferior	8044	56
			Total	18985	191

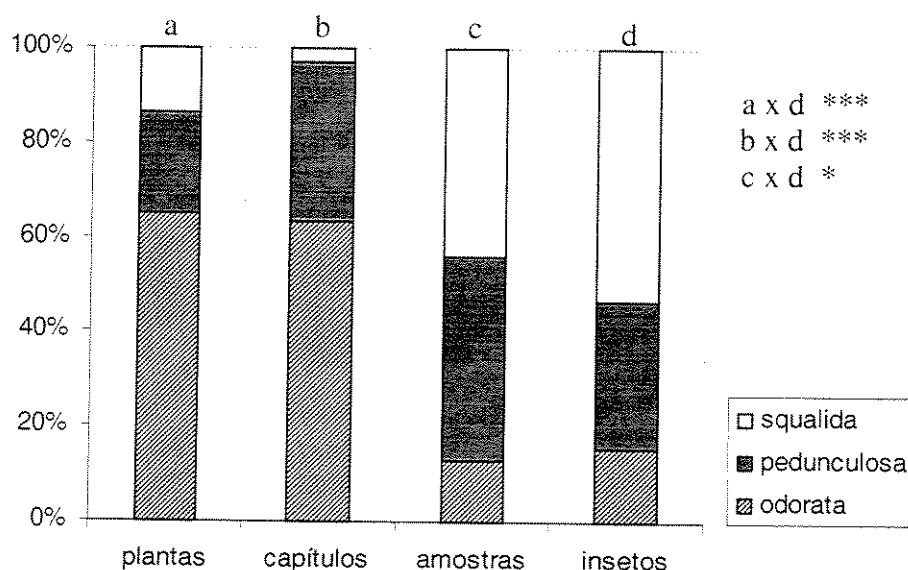


Figura 1. Proporção de (a) plantas no campo, (b) capítulos no campo, (c) capítulos coletados das espécies hospedeiras e (d) insetos da espécie *Xanthaciura* sp emergidos de *Chromolaena squalida*, *C. pedunculosa* e *C. odorata* do cerrado da Estação Ecológica de Moji-Guaçu. Significância do teste de qui-quadrado: * = $P < 0,05$; *** = $P < 0,001$.

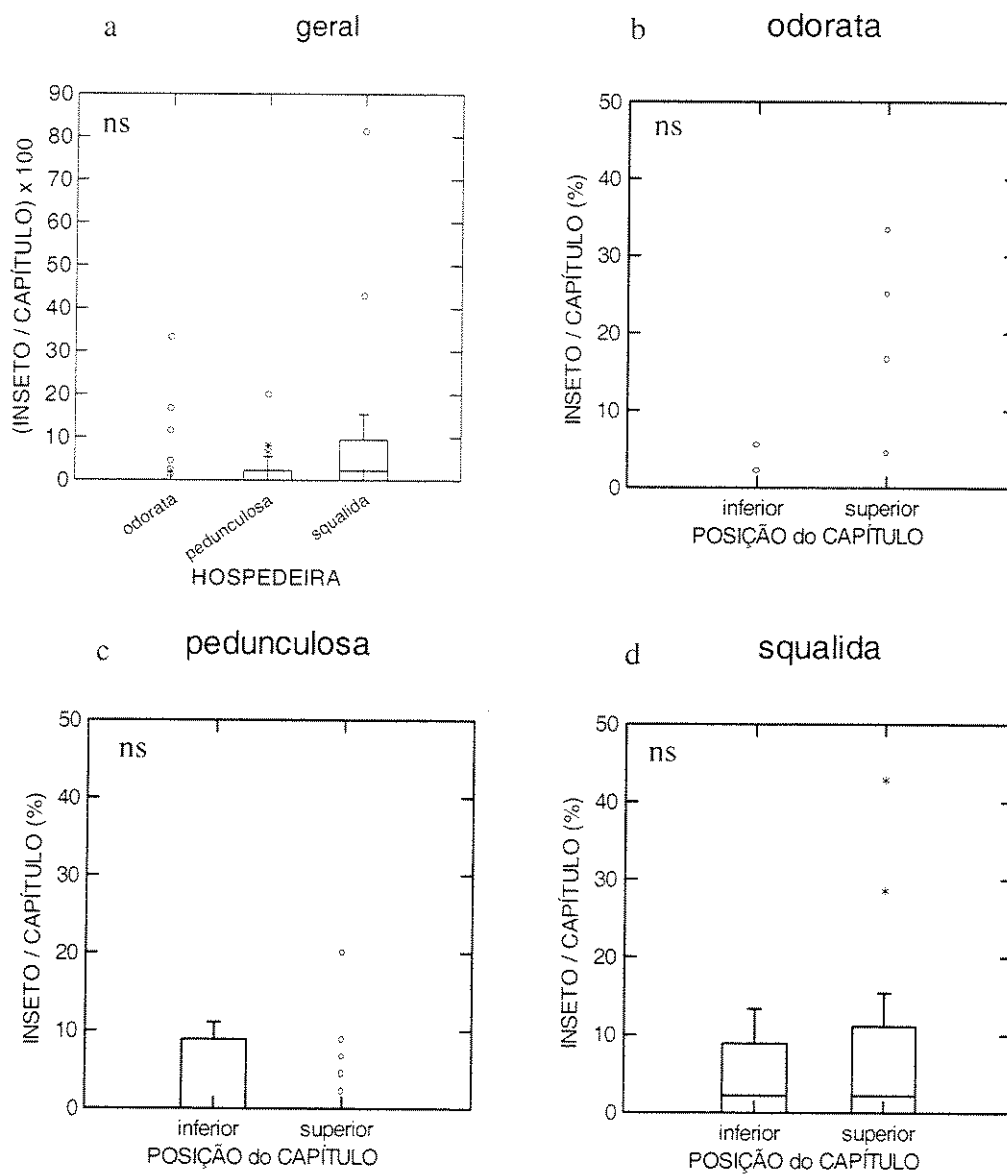


Figura 2. Taxas de infestação (inseto / capítulo x 100) por *Xanthaciura* sp por planta em (a) capítulos de espécies de *Chromolaena* e capítulos superiores e inferiores de (b) *C. odorata*, (c) *C. pedunculosa* (d) *C. squalida* no cerrado da Estação Ecológica de Moji-Guaçu. Significância do teste de Kruskal-Wallis (a) e Mann-Whitney (b): ns : $P > 0,05$.

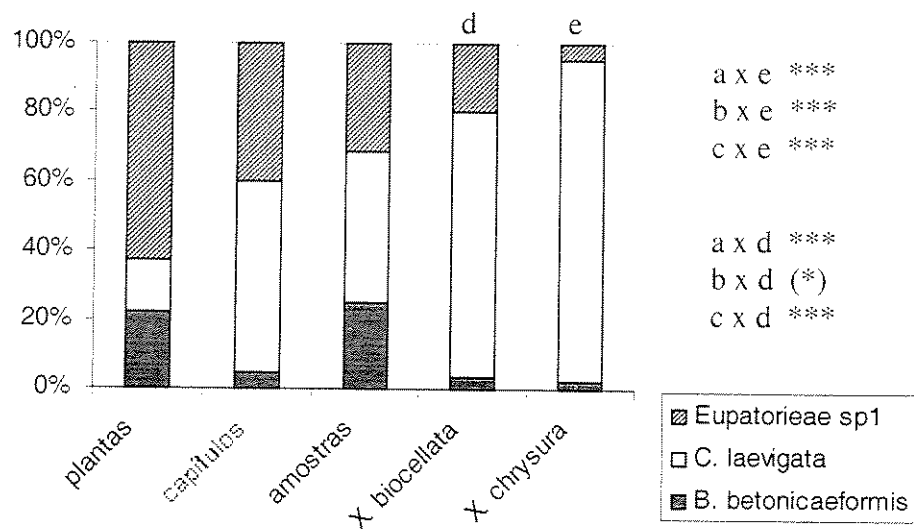


Figura 3. Proporção de (a) plantas no campo, (b) capítulos no campo, (c) capítulos coletados das espécies hospedeiras, (d) indivíduos de *Xanthaciura biocellata* e (e) indivíduos de *X. chrysura* emergidos de *Eupatorieae* sp 1, *Chromolaena laevigata* e *Barrosoa betonicaeformis* do Vale das Garças. Significância do teste de qui-quadrado: (*) = $P = 0,05$; *** = $P < 0,001$.

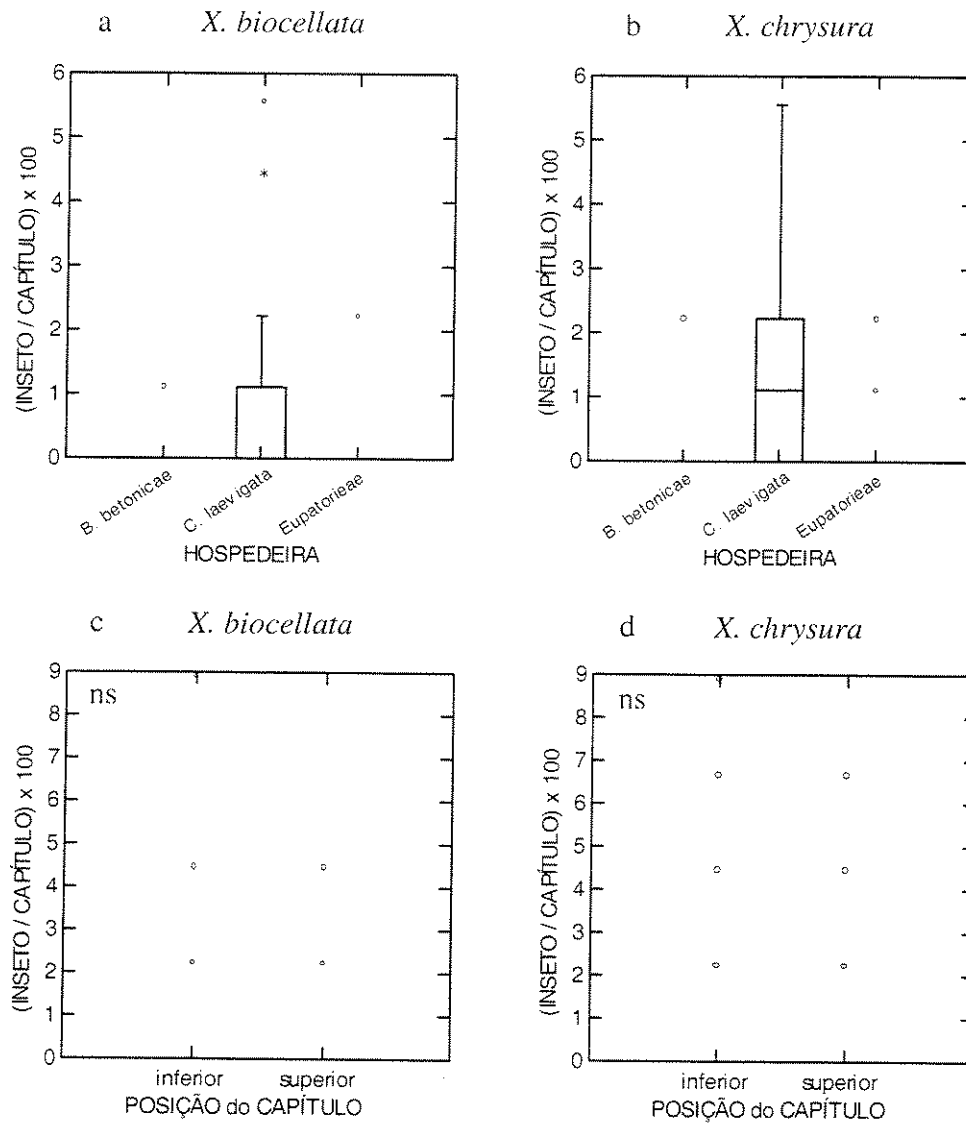


Figura 4. Taxas de infestação (inseto / capítulo x 100) por planta para *Xanthaciura biocellata* e *X. chrysura* em (a,b) diferentes hospedeiras (*Eupatorieae* sp 1, *Chromolaena laevigata* e *Barrosoa betonicaeformis*) e (c,d) diferentes posições de capítulos (superiores e inferiores) de *C. laevigata* no Vale das Garças. Significância do teste de Mann-Whitney (c,d) : ns = $P > 0,05$.

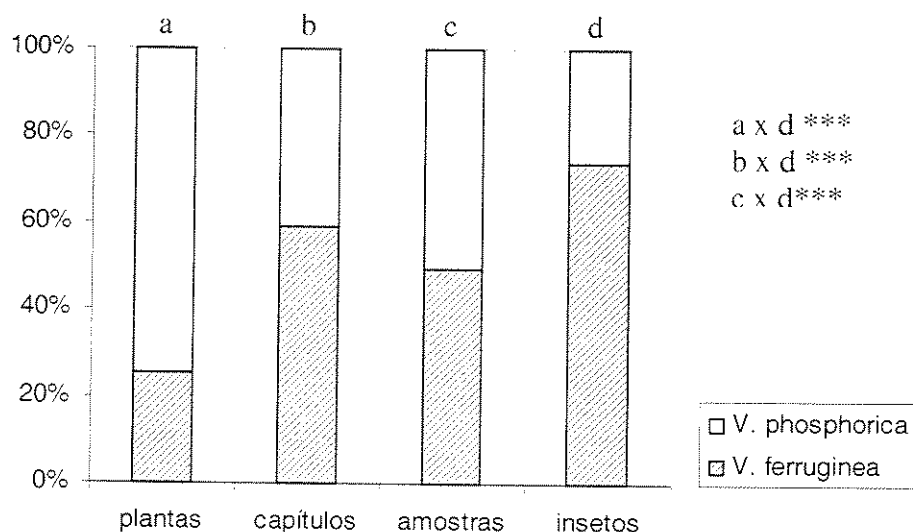


Figura 5. Proporção de: (a) plantas no campo, (b) capítulos no campo, (c) capítulos coletados das espécies hospedeiras e (d) indivíduos de *Tomoplagia minuta* emergidos de *Vernonanthura phosphorica* e *V. ferruginea* na Fazenda Manga. Significância do teste de qui-quadrado: *** = $P < 0,001$.

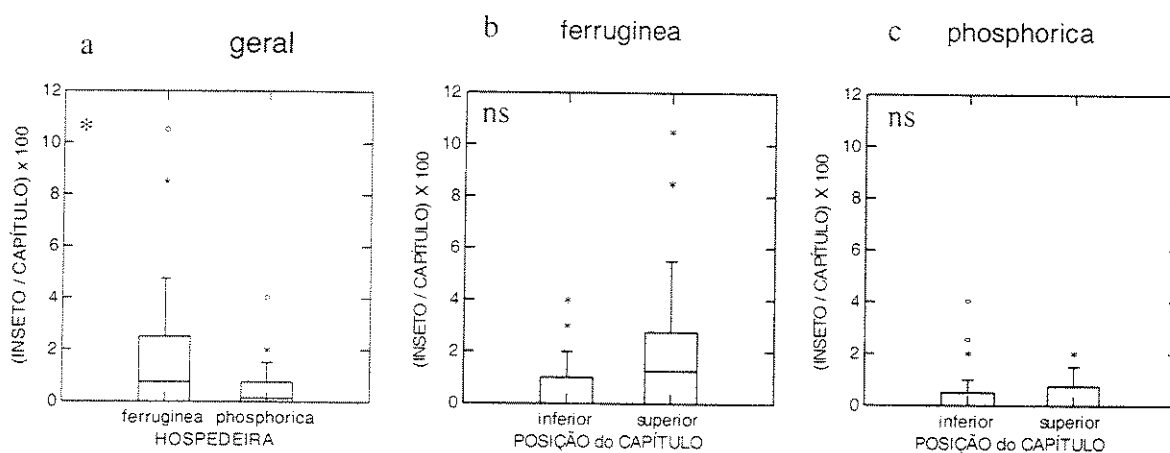


Figura 6. Taxas de infestação (inseto / capítulo x 100) por planta em (a) capítulos de *Vernonanthura phosphorica* e *V. ferruginea*, e capítulos altos e baixos de (b) *V. ferruginea* e de (c) *V. phosphorica* na Fazenda Manga. Significância do teste de Mann-Whitney (b) * = $P < 0,01$, ns = $P > 0,05$.

Capítulo 2

EFEITO DA ABUNDÂNCIA E CONCENTRAÇÃO DE RECURSO SOBRE USO DE HOSPEDEIRAS E RIQUEZA DE INSETOS ENDÓFAGOS EM UM FRAGMENTO DE CERRADO E UM PASTO NO ESTADO DE SÃO PAULO

INTRODUÇÃO

Estudos locais sobre a relação entre abundância e uso de recursos podem contribuir para o entendimento dos mecanismos que produzem variações espaciais nas relações inseto-planta. O conhecimento do padrão de uso de espécies de insetos fitófagos no campo, associado a estudos de preferência das fêmeas e desempenho da prole, permitem investigar os mecanismos envolvidos na determinação do espectro de hospedeiros e evolução da especialização nestes grupos. O espectro de hospedeiros de uma mesma espécie de insetos fitófagos pode ainda variar de acordo com a escala do estudo. Espécies generalistas numa escala geográfica podem ser especialistas locais (Fox e Morrow, 1981) e ainda, o uso de hospedeiras pode refletir diferenças em preferência entre indivíduos (Singer, 1983).

A abundância e a densidade de plantas hospedeiras são dois fatores importantes também na determinação da riqueza de comunidades de insetos herbívoros. Estes têm mais probabilidade de encontrar e permanecer em hospedeiras que estão mais concentradas, em manchas mais densas ou quase puras como em monoculturas (hipótese de concentração do recurso - Root, 1973). Segundo esta hipótese, as espécies que usam algum recurso em particular que não esteja disponível na mancha pura tenderão a emigrar. Por outro lado, espécies mais generalistas poderão sair da área para se alimentar de outras plantas. Apenas

poucas espécies especialistas alcançarão densidade relativa alta nestes ambientes mais simples, levando à alta biomassa destas poucas espécies e conseqüentemente decréscimo da diversidade de herbívoros. O efeito da abundância da planta pode ser maior sobre comunidades com maior número de espécies generalistas, que podem avaliar a abundância do recurso, selecionar e se mover entre plantas hospedeiras (Marques *et al.*, 2000).

Vários estudos com espécies de insetos fitófagos têm demonstrado a importância da abundância das plantas na determinação do padrão de uso e do espectro de hospedeiros. Na borboleta *Battus philenor* a probabilidade de oviposição pós-pouso diminui à medida que a densidade da hospedeira aumenta em conseqüência do aumento da seletividade das fêmeas (Rausher, 1983). Em um estudo sobre uso de plantas hospedeiras pela borboleta *Melitaea cinxia* Kuussaari *et al.* (2000) concluíram que os padrões de uso de hospedeiras na área estudada eram determinados pelos efeitos diretos da abundância local das plantas hospedeiras. Macedo (2000) avaliou o efeito da concentração de recursos sobre densidade de insetos associados a *Senecio brasiliensis* (Asteraceae) concluindo que este fator não afetou a maioria das espécies de endófagos.

Na espécie frugívora *Anastrepha obliqua* (Tephritidae) os eventos de oviposição das fêmeas aumentam com a densidade da espécie hospedeira (Díaz-Fleisher e Aluja, 2003a). Em espécies de Tephritidae não frugívoras o espectro de hospedeiras é limitado principalmente a Asteraceae, com algumas atacando uma grande variedade de espécies e de gêneros desta ampla família (Prado *et al.*, 2002; Headrick e Goeden, 1998). Grande parte dos trabalhos sobre uso de hospedeiro desta família de insetos, entretanto, se concentra nas espécies de interesse econômico que se alimentam de frutos. Poucos são os trabalhos que enfatizam os padrões de uso de hospedeira e variação de hospedeira de espécies não frugívoras, particularmente de espécies tropicais.

Mesmo quando o estudo é restrito a uma escala local do ponto de vista antropocêntrico (por exemplo, 10.000 m²) as fêmeas em forrageamento podem responder à disponibilidade do recurso em diferentes escalas. A área, como um todo, apresenta diferentes proporções de diversas plantas hospedeiras, assim como cada mancha. Além disso, o tamanho de cada planta individual e o recurso representado pelo número de capítulos pode também determinar diferentes decisões das fêmeas. A riqueza de insetos e o padrão de uso sobre cada planta hospedeira podem então ser o resultado de diferentes respostas das fêmeas a cada um desses níveis.

Este estudo propõe evidenciar padrões de resposta das comunidades e das populações de insetos associados aos capítulos de espécies do gênero *Chromolaena* (Asteraceae) à abundância do recurso. Mais especificamente, procurou responder a questão de como a abundância do recurso (abundância da hospedeira e abundância de capítulos) influencia a abundância e riqueza de insetos endófagos em diferentes escalas espaciais: área total amostrada, parcela e planta individual. Além disso, procurou testar a hipótese da concentração de recurso (Root, 1973) em condições naturais, através da comparação da riqueza e abundância de insetos endófagos associados a *Chromolaena pedunculosa* em uma área pouco modificada (cerrado) e outra alterada por atividade humana (pastagem).

MATERIAL E MÉTODOS

Sistema de estudo

O gênero *Chromolaena* pertence à tribo Eupatorieae da família das Asteraceae. Este gênero é o maior desta tribo com 165 espécies conhecidas, e tem muitas espécies

originárias da América tropical, algumas das quais estendem sua distribuição até o sul dos Estados Unidos (King e Robinson, 1987). As espécies de *Chromolaena* são hospedeiras de espécies de Diptera (Tephritidae, Agromyzidae), Coleoptera e Lepidoptera (Almeida, 2001). Fig.m entre as principais hospedeiras das espécies de Tephritidae *Cecidochara connexa*, *C. fluminensis*, *Neomyopites paulensis*, *Xanthaciura chrysura*, *X. biocellata* e *X. mallochi* (Prado *et al.*, 2002).

Áreas de estudo

Foram selecionadas uma área de cerrado na Estação Ecológica de Itirapina (22° 14' 01 S, 47 ° 55' 42 W) e uma de pasto numa fazenda vizinha a esta reserva (22° 15' 18 S, 47 ° 50' 30 W). A Estação tem uma área de 2.300 hectares de vegetação natural de cerrado pouco perturbada, incluindo várias fisionomias, como campo limpo, campo sujo, campos cerrados, áreas brejosas e matas de galeria O clima da região é mesotérmico de inverno seco (Martins, 2001). Á época do estudo, o uso do pasto estava sendo reduzido e praticamente não havia mais gado, havendo uma área de aproximadamente 10.000 m² dominada por *Chromolaena pedunculosa*.

Procedimento de campo

No campo (cerrado e pasto), uma área de 70 x 100 m foi delimitada e dividida em parcelas de 5 x 5 m. Destas, foram sorteadas e amostradas 72 parcelas a uma área amostrada de 1800 m². Em cada parcela, o número de indivíduos de cada espécie de gênero

Chromolaena e a altura de cada planta foram anotados e todos os capítulos de cada uma foram coletados separadamente. No pasto, como a densidade populacional era muito alta, foi necessário realizar uma amostragem dos indivíduos em cada parcela. Foram coletados os capítulos de até cinco indivíduos por parcela, localizados no centro e vértices da mesma. A comparação do uso de recurso entre parcelas foi feita através da média de insetos por planta. Todas as amostragens foram concentradas no mês de maio de 2002 (cerrado: 8-10; pasto: 23-25) devido às restrições impostas pelo tempo de floração destas espécies na área de estudo (abril e maio).

No laboratório, os capítulos foram contados e acondicionados em frascos plásticos telados para a criação dos insetos endófagos e obtenção de seus parasitóides. Durante 3 meses, foram feitas inspeções para retirada dos insetos emergidos utilizando CO₂. Estes foram mantidos em vidros na geladeira até a montagem para posterior identificação. Os insetos dos grupos Lepidoptera, Diptera (Tephritidae e Agromyzidae) e Coleoptera foram montados em alfinetes entomológicos. Os Diptera da família Cecidomyiidae e os Hymenoptera foram conservados em álcool 70%. Após 3 meses, com o término da emergência de insetos, os capítulos foram secos em estufa até peso constante a 70° e pesados em balança analítica eletrônica com precisão de 0,1 mg.

Métodos de análise

A caracterização dos recursos no campo foi feita através da análise da distribuição espacial, covariação entre abundâncias, e comparação entre número e peso de capítulos e altura dos indivíduos de cada espécie hospedeira. A distribuição espacial foi medida pelo

Índice de dispersão padronizado de Morisita (I_p) (Krebs, 1989), em que $I_p = 0$ indica distribuição aleatória, $I_p > 0$ agregada e $I_p < 0$, uniforme. Covariações entre abundâncias das espécies hospedeiras foram testadas, duas a duas, usando as parcelas nas quais o par estava presente, através do coeficiente de correlação de Pearson, depois de testar a normalidade da distribuição destes dados.

O recurso foi medido em três escalas: (a) área total - o recurso era representado pelo número de indivíduos e de capítulos por espécie hospedeira; (b) parcela, pela abundância e densidade relativa de cada hospedeira e (c) planta individual, pelo número ou peso de capítulos e altura de cada planta (Tab. 1).

Abundâncias totais de insetos foram obtidas pelo número de insetos endófagos, somado ao número de parasitóides emergidos de cada amostra de planta hospedeira no laboratório. Esta soma procurou corrigir o valor da abundância de insetos e pressupõe que apenas um parasitóide emergiu de cada inseto endófago. Esta suposição baseia-se no fato de que da maioria das amostras emergiu apenas um parasitóide. Abundâncias de cada espécie de endófago não foram corrigidas. A taxa percentual de infestação foi obtida pela divisão do número de insetos endófagos pelo número de capítulos da planta, multiplicado por 100. A taxa de ataque por parasitóides sobre endófagos foi calculada dividindo-se o número total de parasitóides pela abundância total de insetos emergidos de cada planta.

Para normalizar a distribuição dos dados as variáveis, número e peso de capítulos das plantas e abundância total e média de insetos por planta, sofreram transformação logarítmica (logaritmo natural). Antes da transformação, acrescentou-se uma unidade aos valores das abundâncias totais e médias de insetos por planta. A taxa de infestação foi transformada em arco-seno segundo a equação proposta por Wilkinson *et al.* (1996):

$$5 * (\text{ASN}(\text{SQR}(X(N+1))) + \text{ASN}(\text{SQR}((X+1)/(N+1)))),$$

em que:

X = número de insetos por planta;

N = número de capítulos por planta,

ARC = arco-seno e

SQR = raiz quadrada.

Correlações entre as variáveis das plantas (altura da planta, número e peso de capítulos por planta) foram feitas através do coeficiente de correlação de Pearson. Comparações das variáveis: altura, número de capítulos e peso de capítulos das plantas entre espécies hospedeiras foram feitas através de ANOVA e teste de Tukey para comparação de médias *a posteriori*; nas comparações entre fisionomias foi usado o teste de Student (t). As abundâncias e riquezas de insetos por planta, e taxas de infestação entre hospedeiras foram comparadas pelo teste não-paramétrico de comparação de média Kruskal-Wallis e entre fisionomias pelo teste não-paramétrico de Mann-Whitney (U) (Tab. 1).

A proporção de uso das espécies hospedeiras pelos insetos em relação à disponibilidade de cada uma no cerrado foi comparada pelo teste do qui-quadrado (Tab. 1) e a proporção de riqueza de insetos por teste G (com correção de Williams). As respostas dos insetos à disponibilidade de recursos (número de capítulos, abundância e densidade relativa da planta hospedeira) foram verificadas através de análises de regressão e também dispersão de pontos com auxílio do módulo de Macroecologia, Programa EcoSim 7.0 (Gotelli, e Entsminger, 2001). Este é comumente utilizado para dados macroecológicos e

permite detectar padrões em gráficos bi-dimensionais nos quais existe um limite superior. Este tipo de análise foi utilizado porque testes convencionais como regressão linear, normalmente não podem revelar estes limites ou “tetos”. Outros padrões além da regressão linear podem fornecer importantes informações sobre a relação entre os insetos e suas plantas hospedeiras. Este módulo permite testar padrões no envelope externo dos pontos contra um modelo nulo, a partir da aleatorização dos dados originais formando padrões que simulam a ausência de associação com os mesmos dados.

Foram geradas 1000 matrizes aleatorizadas a partir dos dados e testou-se se o padrão de dispersão dos pontos observado apresenta alguma forma significativamente diferente da forma média gerada pelas simulações. As formas podem ser simétricas ou assimétricas. Estas são pré-definidas e as simétricas são formadas do seguinte modo:

- triângulos esquerdo (definido pelos pontos $(\min x, \min y)$, $(\min x, \max y)$ e $(\max x, \min y)$) e direito (inverso);
- pirâmide (formada pela ligação dos pontos $(\min x, \min y)$, $((\max x + \min x)/2, \max y)$ e $(\max x, \min y)$) e pirâmide invertida $((\min x, \min y)$, $((\max x + \min x)/2, \min y)$ e $(\max x, \min y)$);
- as bordas são os quatro cantos do gráfico e são obtidas pela ligação dos quatro pontos médio das variáveis x e y $[(\min x, (\max y + \min y)/2)$, $((\max x + \min x)/2, \max y)$, $(\max x, (\max y + \min y)/2)$ e $((\max x + \min x)/2, \min y)]$.

Neste estudo, investigou-se principalmente as formas triangulares simétricas e as bordas simétricas (Fig. 1). A inclinação da reta da regressão é calculada exatamente do mesmo modo que no modelo de regressão linear paramétrico, mas o valor da probabilidade é determinado diretamente das comparações com os dados simulados e não depende de suposições de normalidade dos dados.

RESULTADOS

Caracterização do recurso

No cerrado foram encontradas cinco espécies de plantas hospedeiras do gênero *Chromolaena*, sendo três abundantes e com alta frequência nas parcelas e duas raras (Tab. 2). *Chromolaena squalida*, *C. pedunculosa* e *C. pungens* apresentaram distribuições de abundância semelhantes entre as parcelas e distribuições espaciais agregadas ($I_p > 0$ em todos os casos, valores dos índices de dispersão na Tab. 2). As abundâncias de *C. pungens* e *C. squalida* foram positivamente correlacionadas ($r = 0,52$; $n = 40$, $P = 0,001$).

Os indivíduos das espécies mais abundantes do cerrado não tiveram diferença significativa nas alturas médias e nos pesos médios de capítulos por planta ($F_{[663,3]} = 0,12$, $P > 0,05$; Fig. 2a; $F_{[654,3]} = 0,85$, $P > 0,05$, Fig. 2b ,respectivamente), mas diferiram quanto ao número médio de capítulos por planta ($F_{[654,3]} = 6,28$, $P < 0,01$; Fig. 2c). *C. pedunculosa* apresentou número médio de capítulos superior à *C. pungens*.

As variáveis das plantas individuais - número de capítulos, peso total de capítulos e altura - apresentaram correlação significativa entre si em todas as espécies ($P < 0,001$ em todos os casos) e por isso, nas análises posteriores foi utilizado apenas o número de capítulos (Tab. 3, Fig. 3).

O pasto apresentou praticamente apenas uma hospedeira, *C. pedunculosa*, com alta abundância e frequência nas parcelas ($n = 1371$; 97%; Tab. 4), cuja densidade média por parcela foi quase cinco vezes superior à encontrada no cerrado para a mesma espécie (19 ± 20 indivíduos por parcela no pasto e $3,8 \pm 3,8$ indivíduos por parcela no cerrado). Os

indivíduos de *C. pedunculosa* do pasto foram, em média, significativamente menores que os do cerrado, em altura total, número total de capítulos e peso total de capítulos por planta ($t = 11,2$; $gl = 301,5$; $P < 0,001$, Fig. 4a; $t = 10,8$; $gl = 389,8$; $P < 0,001$, Fig. 4b e $t = 11,3$; $gl = 404$; $P < 0,001$, Fig. 4c, respectivamente).

Efeito da abundância das hospedeiras na área

No cerrado, emergiram insetos de 354 plantas, o que representou 54% das amostras. Dos 213 mil capítulos coletados de 658 plantas emergiram 1709 indivíduos pertencentes a onze espécies, cinco famílias e três ordens de insetos endófagos (Tab. 5). A família Tephritidae foi a mais importante em abundância total (71% do total de insetos emergidos), frequência nas parcelas (80%) e riqueza de espécies (sete espécies, Tab. 5). As espécies mais abundantes desta família foram *Xanthaciura* sp, *X. chrysura*, *X. biocellata* e *Cecidochares connexa* (Tab. 5) que representam 95% do total de Tephritidae emergidos.

Os insetos utilizaram as espécies hospedeiras desproporcionalmente em relação a sua disponibilidade, medida pelo número total de capítulos e pela abundância total de plantas de cada espécie (Fig. 5; $P < 0,001$ em ambos os casos; valores de χ^2 na Tab. 6). *Xanthaciura* sp emergiu desproporcionalmente de *C. squalida*, *X. chrysura*, *X. biocellata* e *C. connexa* de *C. pungens* (Fig. 6; valores de χ^2 e de P na Tab. 5. Mesmo as espécies mais raras, como *C. odorata* e *C. chaseae* foram utilizadas (Fig. 7a). A proporção de número de espécies de insetos endófagos associados às hospedeiras não diferiu do esperado, ou seja, a riqueza de insetos em cada hospedeiras é proporcional à sua disponibilidade no campo

(número de capítulos por hospedeira: $G_{(Williams)} = 1,91$; $gl = 2$; $P > 0,05$; abundância de cada hospedeira: $G_{(Williams)} = 0,25$; $gl = 2$; $P > 0,05$).

As abundâncias, riquezas médias de insetos e taxas de infestação por planta foram significativamente diferentes entre hospedeiras (teste estatístico de Kruskal-Wallis = 13,89, $gl = 4$, $P < 0,01$, Fig. 7a; teste estatístico de Kruskal-Wallis = 10,98, $gl = 4$, $P < 0,05$, Fig. 7b, teste estatístico de Kruskal-Wallis = 17,89, $gl = 4$, $P < 0,01$, Fig. 7c respectivamente).

A taxa média de ataque por parasitóides sobre os insetos endófagos por planta, por outro lado, não diferiu significativamente entre as espécies hospedeiras (teste de Kruskal-Wallis = 3,3, $gl = 4$, $P > 0,05$, Fig. 8a).

No pasto, emergiram 266 insetos endófagos de 38% das plantas amostradas de *C. pedunculosa*, pertencentes a oito espécies, duas famílias e duas ordens. No cerrado, nesta hospedeira ocorreram dez espécies, quatro famílias e três ordens de insetos endófagos. Estes emergiram de 60% das plantas amostradas (Tab. 7). Os insetos de *C. pedunculosa* do pasto foram proporcionalmente mais parasitados que os do cerrado na mesma hospedeira, considerando tanto a taxa total (35,7% e 13,9%, respectivamente - dados nas Tab.s 3 e 4), como a taxa média de ataque (parasitóides/insetos) por planta (teste de Mann-Whitney = 6614, $gl = 1$, $P < 0,01$, Fig. 8b).

Os indivíduos de *C. pedunculosa* do cerrado apresentaram maiores médias de abundância de insetos (teste de Mann-Whitney = 35197; $gl = 1$, $P < 0,001$; Fig. 9a) e de riqueza de insetos (teste de Mann-Whitney = 37355; $gl = 1$; $P < 0,001$; Fig. 9b). No pasto, ocorreu praticamente apenas uma espécie de Tephritidae, *Cecidochares connexa*, com 200 indivíduos. As demais espécies emergiram em baixa abundância e de menor número de plantas (Tab. 5).

Apesar da maior abundância de insetos no cerrado, as plantas do pasto apresentaram maiores taxas médias de infestação (inseto/capítulo) (teste de Mann-Whitney = 20699, $gI = 1$, $0,05 > P > 0,01$; Fig. 9c). A proporção de plantas de *C. pedunculosa* sem insetos no pasto foi superior ao cerrado (63% pasto, 41% cerrado). Portanto, no pasto houve maior concentração de insetos em menos indivíduos.

Efeito da abundância das hospedeiras nas parcelas

Quando todas as hospedeiras foram consideradas simultaneamente, a abundância de plantas nas parcelas não afetou a média de capítulos por planta, nem as médias de abundância e riqueza de insetos por planta ($P > 0,05$; Fig. 10a-c). Entretanto, quando as hospedeiras foram analisadas separadamente, os resultados foram diferentes.

Para *Chromolaena pedunculosa* as plantas apresentaram, em média, mais capítulos e mais insetos nas parcelas com maior abundância ($r = 0,42$, $P < 0,001$, Figs 11a; $r = 0,47$, $P < 0,001$, Fig. 11b respectivamente) e densidade relativa desta espécie ($r = 0,4$, $P < 0,001$, Figs 12a; $r = 0,39$, $P < 0,001$, Fig. 12b respectivamente). Entretanto, embora sejam significativas, estas relações são muito fracas e explicam apenas em torno de 20 % da variação dos dados. Um padrão interessante que emergiu dos dados é a restrição à dispersão dos pontos representada pela linha na Fig. 11a, gerando uma forma triangular (Esta linha corresponde à borda da forma simétrica: triângulo direito inferior). Plantas em parcelas com baixa abundância apresentam grande variância do número médio de capítulos. À medida que o número de plantas aumentava na parcela, esta variância diminuía. A linha de restrição (ou limite) representa uma taxa mínima de aumento no número médio de capítulos cada vez que uma nova planta é acrescida à parcela.

A riqueza média de insetos por planta diminuiu com o acréscimo de plantas na parcela apenas das espécies *C. pungens* e *C. squalida*, ($r = -0,27$, $P < 0,05$, Fig. 13a e $r = -0,39$, $P < 0,001$, Fig. 13b, respectivamente) e com o aumento da densidade relativa apenas para *C. squalida* ($r = -0,28$, $P < 0,01$, Fig. 13d). A análise de dispersão dos pontos indicou que existem limites que restringem a relação da riqueza de insetos por planta com a abundância de plantas na parcela, em *C. squalida* (Fig. 13b). Houve grande concentração de pontos abaixo da linha indicada na Fig. 13b, que representa a borda da forma triângulo esquerdo inferior. Embora a dispersão dos pontos desta relação não tenha sido significativa para *C. pedunculosa* e *C. pungens*, o padrão resultante foi muito semelhante ao de *C. squalida* (Fig. 11c e 13a).

Insetos que infestam plantas de parcelas mais densas foram, em média, menos parasitados que aqueles que infestam plantas de parcelas menos densas, quando todas as espécies foram consideradas conjuntamente ($P < 0,01$, Fig. 14 a). Esta relação não foi significativa quando as espécies são consideradas separadamente (Fig. 14 b).

No pasto, a relação da abundância de *C. pedunculosa* com as médias de capítulos por planta por planta foi semelhante à do cerrado, ou seja, parcelas mais densas apresentaram plantas com maior número médio de capítulos ($r = 0,36$, $P < 0,01$, Fig. 15 a). Entretanto, o número médio de insetos por planta não variou significativamente com a abundância de plantas nas parcelas ($P > 0,05$, Fig. 15b). Assim como no cerrado, a riqueza média por planta e taxa média de ataque de endófagos por parasitóides em cada planta de *C. pedunculosa* não mostraram relação significativa com a densidade de plantas na parcela (Fig. 14c).

Efeito do número de capítulos da planta sobre uso de hospedeira e riqueza de insetos

A maioria das plantas apresentaram valores intermediários de número de capítulos (Fig. 16a), mas isto se refletiu apenas parcialmente no padrão de utilização de plantas (Fig. 16b). Houve uma tendência de plantas com maior número de capítulos possuírem maior número de insetos (b: 0,32, r: 0,56 b, Fig. 16b). Entretanto, este aumento não foi proporcional ao aumento de capítulos (inclinação da reta (b) < 1 em ambos os caso), ou seja, a taxa de infestação diminuiu com o aumento do número de capítulos da planta. Isto significa que plantas maiores são proporcionalmente menos usadas que plantas menores.

A dispersão dos pontos na Fig. 16b mostra claramente que a relação linear citada acima é apenas uma das respostas dos insetos ao número de capítulos da planta. A concentração dos pontos dentro do triângulo esquerdo inferior (indicado na Fig. 16b) é altamente significativa ($P < 0,001$). Este limite é imposto pela taxa de infestação máxima por capítulo. Abaixo deste a variância do número de insetos por planta aumenta com o acréscimo no número de capítulos.

A relação da riqueza de insetos por planta com o número de capítulos mostrou uma relação semelhante à anterior. Além da regressão significativa (b = 0,39, r = 0,56, Fig. 16c), plantas com poucos capítulos tinham apenas uma espécie de insetos e à medida que o número de capítulos por planta aumentava, também aumenta a variância do número de espécies que a planta comportava.

Quando *C. pedunculosa* foi analisada comparativamente, tanto no cerrado como no pasto, as relações da abundância/riqueza de insetos por planta com o número de capítulos da planta foram semelhantes ao padrão geral descrito anteriormente (Figs 17, 18). Entretanto no pasto os valores de r e da inclinação da reta foram menores que do pasto

indicando uma relação mais fraca da abundância de insetos com número de capítulos ($b = 0,38$, $r = 0,59$, $P < 0,001$ Fig. 17b; $b = 0,26$, $r = 0,45$, $P < 0,001$, Fig. 18b; respectivamente) e da riqueza de insetos com número de capítulos ($b = 0,43$, $r = 0,55$, $P < 0,001$ Fig. 17c; $b = 0,22$, $r = 0,4$, $P < 0,001$, Fig. 18c; respectivamente).

Em relação aos parasitóides do cerrado, estes emergiram de 130 (37%) das 354 amostras das quais emergiram insetos endófagos. A abundância de parasitóides em cada planta, embora tenha aumentado significativamente com o aumento do número de insetos endófagos ($r = 0,42$, $b = 0,14$, $P < 0,001$; Fig. 19a; ambas as variáveis logaritmizadas), a taxa de ataque (parasitóides/endófagos) caiu significativamente com o aumento do número de insetos endófagos na planta (inclinação da reta (b) < 1 ; Fig. 19a). A mesma relação foi observada entre abundância de parasitóides por planta e número de capítulos da mesma ($r = 0,17$, $b = 0,03$, $P < 0,001$; Fig. 19b). Quando *C. pedunculosa* foi analisada separadamente no cerrado e no pasto, as mesmas respostas acima foram observadas, tanto em relação à abundância de parasitóides e abundância de insetos ($r = 0,46$, $b = 0,18$, $P < 0,001$; $r = 0,47$, $b = 0,18$, $P < 0,001$, respectivamente) como em relação à abundância de parasitóides e número de capítulos da planta ($r = 0,20$, $b = 0,05$, $P < 0,001$; $r = 0,14$, $b = 0,03$, $P < 0,001$, respectivamente) e as figuras não foram apresentadas aqui.

DISCUSSÃO

Padrão de uso de hospedeiras

A área de estudo apresentou grande disponibilidade de recursos, com centenas de plantas de diferentes espécies em floração. O grande número de amostras sem insetos,

chegando à metade do total de amostras no cerrado e mais da metade no pasto, pode ser reflexo de um excesso de recurso na área. Além disso, deve se considerar que há uma janela estreita de disponibilidade do capítulo, durante o qual a fêmea pode ovipositar. Portanto, nem todos os capítulos estão, de fato, disponíveis.

A grande dispersão dos insetos na área, indicada pela alta frequência de parcelas de cujas amostras estes emergiram, sugere alta capacidade de dispersão das fêmeas, já detectada em outras espécies de Tephritidae. Almeida (1997) observou que a distribuição de *Xanthaciura chrysur* em moitas de *Trichogoniopsis adenantha* não era agregada, sugerindo alta mobilidade das fêmeas desta espécie de endófago. Albrechtsen e Nachman (2001) encontraram forte taxa de imigração de fêmeas de *Paroxyna plantagens* (Diptera: Tephritidae) a partir de manchas de *Tripolium vulgares* (Asteraceae) em relação aos machos. A espécie frugívora *Anastrepha fraterculus* também tem alta capacidade de dispersão (Kovaleski *et al.*, 1999). A distribuição aleatória de posturas de *Tephritis conura* em *Cirsium heterophyllum* também pode indicar que fêmeas se dispersam sobre recursos disponíveis (Romstöck-Völkl e Wissel, 1989).

Na área como um todo os insetos não utilizaram o recurso na proporção de sua disponibilidade, seja quando considerado o total de insetos emergidos de cada espécie hospedeira, como o número de cada espécie de endófago. Além disso, as espécies mais abundantes de Tephritidae utilizaram espécies diferentes como hospedeira principal. Isto sugere que haja preferência por determinadas espécies, embora isto só possa ser confirmado com experimentos específicos. É pouco provável que a utilização preferencial por determinada espécie hospedeira tenha sido consequência de um comportamento de escape a parasitóides já que as taxas de ataque de parasitóides sobre endófagos não diferiram entre hospedeiras.

Houve maior sobreposição apenas no uso de *Chromolaena pungens* pelas espécies *Xanthaciura chrysura* e *Cecidochares connexa*. Entretanto, a segunda espécie emerge dos capítulos tardiamente em relação à primeira (observação pessoal) sugerindo deslocamento temporal no uso do recurso. Este deslocamento temporal de endófagos atacando a mesma hospedeira foi observado para outras espécies de Tephritidae. Almeida (1997) verificou que os picos de abundância de espécies de insetos endófagos de capítulos de *Trichogonipsis adenantha* ocorreram em diferentes épocas do ano. Em outro estudo, o período no qual capítulos individuais de *Arctium minus* (Asteraceae) foram susceptíveis ao ataque por *Tephritis bardanae* não se sobrepõe com o período de suscetibilidade para *Cerajocera tussilaginis*. Isto sugere que exista pouca competição direta por locais de oviposição entre adultos destas espécies (Straw, 1989).

No nível da parcela, era esperado que maior densidade de plantas hospedeiras determinassem maior abundância de insetos. Entretanto, esta relação só foi significativa para *Chromolaena pedunculosa*. Como apenas os indivíduos desta espécie apresentaram, em média, maior número de capítulos em parcelas com maiores abundâncias, provavelmente, os insetos estavam respondendo a este aumento no número de capítulos em cada planta e não diretamente à variação da abundância.

O aumento da abundância de *C. pungens* e *C. squalida* não afetou o número médio de insetos por planta. Estas espécies não apresentaram diferenças na média de capítulos conforme a abundância na parcela. Como as abundâncias destas duas espécies covariaram positiva e significativamente entre as parcelas, é possível que isto seja resultado de competição interespecífica por algum fator ambiental, com conseqüências sobre o número médio de capítulo por planta.

No nível da planta individual, a abundância de insetos por planta aumentou com o número de capítulos, mas este aumento não foi proporcional ao acréscimo de capítulos na planta. Portanto, a taxa de infestação caiu com o aumento do recurso, embora a taxa de ataque por parasitóides sobre endófagos fosse menor em plantas maiores. A menor taxa de ataque em plantas maiores pode ser devido à maior complexidade destas em relação à plantas menores. Experimentos com plantas artificiais revelaram que a estrutura da planta afeta o sucesso de encontro do inseto herbívoro *Ephestia kireliniella* (Lepidoptera: Pyralidae) pelo parasitóide *Trichogramma evanescens*. Em plantas com estruturas mais simples a taxa de encontro é maior (Gingras *et al.*, 2002).

A influência da pressão exercida por parasitóides na seleção da planta hospedeira foi sugerida para outras espécies de Tephritidae, mas parece não ter sido importante no presente estudo. Na espécie *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae), por exemplo, a fêmea põe ovos sobre frutos de *Mangifera indica* em estado menos adequado para sua sobrevivência e desempenho provavelmente para escapar de parasitismo e predação (Díaz-Fleischer e Aluja, 2003b).

Os resultados das taxas de ataque por parasitóides, entretanto, têm que ser considerados com cautela devido à impossibilidade neste estudo de se identificar o hospedeiro de cada espécie de parasitóide. Além disso, segundo Scheirs e Bruyn (2002), para avaliar a importância da pressão de inimigos naturais na seleção de plantas hospedeiras, é necessário testá-la em situações que permitam investigar a variação dos efeitos de níveis tróficos superiores dentro e entre estações. Para estes autores, esta é a única abordagem genuína para clarear o efeito evolutivo de inimigos naturais na especialização de insetos herbívoros.

A queda da taxa de infestação devido ao aumento da quantidade de recurso também foi observada por Almeida-Neto (2003) estudando o efeito da fenologia floral e distribuição espacial na produção de sementes de *Chromolaena odorata*. Quanto maior a produção de sementes por planta, maior era a proporção de sementes viáveis e não predadas, ou seja, a taxa de predação de sementes foi inversamente dependente de densidade.

Em um estudo sobre *Lygus lineolaris* (Hemiptera: Miridae), um polífago que inclui *Fragaria x ananassa* (morango) em sua dieta, houve decréscimo proporcional do ataque a frutos com o aumento da densidade de frutos por parcela. Os autores sugeriram que as ninfas exibem uma resposta funcional de saturação à densidade de frutos e os resultados sustentaram parcialmente a hipótese da concentração de recursos (Rhainds e English-Loeb, 2003).

O padrão triangular de dispersão dos pontos, com grande concentração de pontos no triângulo direito na relação da abundância de insetos e número de capítulos em cada planta amostrada também foi encontrado por Williams *et al.* (2001) embora não o tenham discutido, e apenas apresentado o resultado de uma regressão significativa embora fraca ($r^2 = 0,17$). A espécie em questão era *Terellia ruficauda* (Diptera: Tephritidae) que ovipõe em capítulos de *Cirsium palustre* (Asteraceae).

O limite para dispersão dos pontos pode ter sido determinado pela taxa máxima de infestação por capítulo. A variância dos dados abaixo deste limite possivelmente resulta de fatores independentes do número de capítulos da planta hospedeira, como por exemplo, tempo curto de vida e capacidade de dispersão da fêmea, associados à janela de disponibilidade do capítulo. Como resultado, fêmeas colocariam poucos ovos por planta. A variância do número de insetos seria gerada pela oviposição de diferentes fêmeas. Almeida

(1997) encontrou, em média, um pupário de *X. chrysura* por capítulo infestado em *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae).

A fêmea pode ser limitada pelo tempo curto de vida, o que influencia o tamanho da desova em cada planta. Isto foi observado para *Urophora cardui*, um inseto galhador de *Cirsium arvense* (Asteraceae) (Freese e Zwölfer, 1996). O fator limitante para a fêmea não é a densidade local de sítios para oviposição, mas o problema de localizar estes sítios durante a curta fase reprodutiva do inseto. Nesta espécie há uma grande variação do tamanho das desovas e os autores sugeriram duas estratégias de oviposição para explicar esta variação. Fêmeas mais jovens, ou que já ovipositaram antes, têm posturas menores, as quais as permitem distribuir sua prole entre mais recursos. Fêmeas mais velhas ou que ainda não puderam ovipositar tendem a produzir grandes desovas. Assim, fêmeas poderiam exibir alto grau de plasticidade em estratégia de oviposição, dependendo da qualidade do recurso e da idade da fêmea.

A janela de disponibilidade do recurso também pode limitar a oviposição. Embora as espécies hospedeiras do gênero *Chromolaena* produzam capítulos durante pelo menos dois meses (observação pessoal), nem todos os seus estágios de desenvolvimento são adequados para oviposição. A fêmea pode alterar o tamanho da ninhada, conforme a proporção de capítulos adequados disponíveis ao longo de tempo de forrageamento. Isto é ilustrado com clareza pelo estudo de Romstöck-Völkl e Wissel (1989) sobre os mecanismos envolvidos na distribuição dos ovos de *Tephritis conura* (Diptera: Tephritidae) em capítulos de *Cirsium heterophyllum* (Asteraceae). Ao contrário de muitos tefritídeos de frutos, que põem um ovo por oviposição, este inseto põe de 1 a 27 ovos, com máximos de 7-8 ovos por ninhada. Aparentemente, as fêmeas não ajustam o número de ovos por ninhada ao tamanho do capítulo. Por outro lado, o sucesso da ninhada é determinado não só

pelo número de ovos, mas também pelo tamanho do capítulo. Os primeiros botões disponíveis (no ápice na planta) são em menor número, e recebem maiores ninhadas e como alcançam maiores tamanhos que os formados posteriormente, também suportam maiores ninhadas. Inversamente, botões formados posteriormente (nos ramos laterais da planta) são em maior número e formarão capítulos menores e recebem menores ninhadas.

Larvas recém-eclodidas de insetos herbívoros podem sofrer alta mortalidade se a eclosão de ovos não estiver estreitamente associada a algum estágio de desenvolvimento de sua planta hospedeira (Dixon, 2003). Fêmeas de *Orellia ruficauda* ovipositam durante uma estreita janela de desenvolvimento dos capítulos de *C. arvense* (Lalonde e Roitberg, 1992).

Num cenário mais complexo, a fêmea poderia regular o tamanho da ninhada em função de seu estado fisiológico (idade ou carga de ovos) e ainda influenciar a oviposição de outras fêmeas através do uso de marcadores. O comportamento de fitófagos e insetos parasitas é freqüentemente modificado pela presença de prole coespecífica (ovos e larvas) (ver revisão em Nufio e Papaj, 2001). Fêmeas de algumas espécies de Tephritidae freqüentemente depositam um feromônio marcador sobre o fruto (ou outra parte da planta dentro dos ovos depositados) que evita oviposição por outras fêmeas (Prokopy *et al.*, 1976; Averill e Prokopy 1989; Averill e Prokopy, 1987). Como feromônios marcadores permitem às fêmeas medirem o nível relativo de competição que sua progênie poderia sofrer em hospedeiras que foram previamente utilizadas, elas podem ajustar a alocação de ovos (Nufio e Papaj, 2001).

Embora os indivíduos de cada população de insetos tenham sido tratados como ecologicamente equivalentes, não se pode ignorar que variações individuais podem existir. Para Bolnick *et al.* (2003), a ordenação de preferências individuais por recursos alternativos reflete uma complexa interação entre característica dos recursos e fenótipos

individuais. Estas preferências interagem com a disponibilidade dos recursos, taxa de escape (no caso de presas móveis), heterogeneidade do ambiente e interações sociais para moldar o uso de recurso real do indivíduo.

Riqueza de insetos

Apesar das diferenças em abundâncias e número de capítulos, a riqueza total de insetos e a riqueza média por planta foram semelhantes entre hospedeiras. A espécie menos abundante e com menor número de capítulos, *C. pungens*, por exemplo, apresentou riquezas totais e riquezas médias por planta similares à espécie mais abundante e com maior número de capítulos no campo, *C. pedunculosa*. Isto pode ser devido ao tamanho dos capítulos de cada espécie hospedeira. *C. pungens* tem capítulos maiores que *C. pedunculosa* e *C. squalida*. Fenner *et al.* (2002) testou a incidência de predação de sementes com tamanho de capítulos entre e dentro de espécies e concluiu que espécies com capítulos maiores foram mais infestados e, para algumas hospedeiras em particular, a taxa de infestação aumentou com o tamanho do capítulo da planta. Uma outra explicação possível para estes resultados é o maior uso de espécies que permitissem escape do ataque de parasitóides. No entanto, não houve diferença nesta entre as espécies hospedeiras.

Ao nível da parcela, enquanto as abundâncias médias de insetos por planta responderam positiva e significativamente ao aumento de densidade apenas de *C. pedunculosa* no cerrado, a riqueza média por planta diminuiu com o aumento da abundância em *C. squalida* e *C. pungens*. Houve grande concentração de pontos abaixo da linha limite. Isto indica que há um limite máximo de riqueza por parcela e à medida que o

número de plantas aumenta, este valor de riqueza, por representar uma média, necessariamente cai.

Ao nível da planta individual, a riqueza de insetos em cada uma aumenta com o número de capítulos da planta. Plantas maiores naturalmente comportam maior número de indivíduos e espécies que plantas menores, devido à disponibilidade de substrato para oviposição. Entretanto, como ocorreu em relação à abundância de insetos, este aumento não é proporcional ao aumento do número de capítulos da planta. Ao contrário, plantas maiores possuem riquezas proporcionalmente menores que plantas menores. Isto é esperado, já que a limitação para número de espécies de insetos é maior do que para número de capítulos na planta. Assim, necessariamente a razão entre estas variáveis cai.

No pasto, havia praticamente uma única espécie hospedeira, *Chromolaneia pedunculosa*, em alta densidade e sofrendo maior infestação que a mesma espécie no cerrado. Por outro lado, a taxa de ataque por parasitóides foi quase três vezes superior à do cerrado. Os resultados de riqueza e abundância totais de insetos sobre *C. pedunculosa* do pasto, em relação ao cerrado, corroboram parcialmente a hipótese de concentração do recurso (Root, 1973). Embora a riqueza não fosse muito inferior a da mesma espécie no cerrado, apenas uma espécie de endófito emergiu com alta abundância.

No pasto, outros fatores parecem ter influenciado o número médio de insetos por planta, já que a abundância destes não apresentou qualquer padrão de variação em relação à densidade da hospedeira. Como já citado anteriormente, a maioria dos insetos era de uma única espécie, *C. connexa*, que emergiu de 80% das parcelas e de 30 % do total de plantas. É possível que a distribuição de ovos sobre as plantas do pasto seja mais uniforme devido à alta densidade por parcela e alta taxa de ataque por parasitóides.

CONCLUSÕES

O peso dos capítulos das espécies hospedeiras pareceu ser mais importante na determinação da riqueza e uso, que sua disponibilidade, medida como abundância de indivíduos ou número total de capítulos. A espécie hospedeira com maior riqueza e abundância de insetos (proporcionalmente a sua disponibilidade no campo) foi *C. pungens*, que possuía capítulos maiores que *C. pedunculosa* e *C. squalida*.

A hipótese de concentração de recursos de Root (1973) foi corroborada apenas parcialmente. Não houve diferença significativa no número de espécies de endófagos entre cerrado e pasto e sim nas abundâncias relativas de cada espécie de inseto. Quase todos os insetos no pasto pertenciam a uma espécie. No cerrado, para duas das três espécies hospedeiras mais comuns (*C. squalida* e *C. pungens*), o aumento da abundância das hospedeiras na parcela determinou diminuição da riqueza de insetos por planta. Além disso, o aumento da média de insetos por planta em cada parcela em *C. pedunculosa* pareceu estar relacionado ao aumento do número de capítulos e não ao aumento da abundância da hospedeira.

O uso das hospedeiras pelos Tephritidae apresentou dois padrões importantes. O primeiro é que a taxa de infestação é inversamente dependente do número de capítulos da planta. O segundo, é que existe uma restrição na relação do número de insetos por capítulos, indicada pela análise significativa de dispersão dos pontos. Esta restrição representa a taxa máxima de infestação por capítulo. Abaixo deste limite, a variância dos dados possivelmente está relacionada a fatores independentes da densidade da planta (ou, no caso, número de capítulos por planta).

O escape de parasitóides poderia ser um destes fatores. Entretanto, este não pareceu ser importante na seleção de locais de oviposição pelas fêmeas. As plantas com maior número de capítulos foram desproporcionalmente menos usadas, embora a taxa de ataque por parasitóides fosse menor em plantas maiores. Além disso, não houve diferenças nestas taxas entre espécies hospedeiras.

Outros fatores sugeridos estão relacionados ao comportamento de oviposição das fêmeas e poderiam gerar a variância do número de insetos com o aumento do número de capítulos da planta abaixo da linha limite. Este padrão pode ter sido resultado de pelo menos dois mecanismos comportamentais. No primeiro, mais parcimonioso, fêmeas põem um ovo por planta, possivelmente devido à capacidade de dispersão de fêmeas e uso de marcadores. A variância do número de insetos seria gerada pela oviposição de diferentes fêmeas. No segundo, cada fêmea poderia regular o tamanho da ninhada em função de seu estado fisiológico (idade ou carga de ovos) ou da disponibilidade de capítulos adequados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albrechtsen, B. e G. Nachman. 2001. Female-biased density-dependent dispersal of a tephritid fly in a fragmented habitat and its implications for population regulation. *Oikos* 94: 263-272.
- Almeida, A. M. 1997. Padrões de co-ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- Almeida, A. M. 2001. Biogeografia de interações entre Eupatorieae (Asteraceae) e insetos endófagos de capítulos na Serra da Mantiqueira. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Almeida-Neto, M. 2003. Autocorrelação espacial e variação temporal na fenologia floral, produção e predação de sementes em *Chomolaena odorata* (Asteraceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Averill, A. L. e R. J. Prokopy. 1989. Host-marking pheromones, pp. 207-219. In A. S. Robinson & G. Hooper, eds. Fruit flies, their biology, natural enemies and control. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Averill, A.L. e R. J. Prokopy, 1987. Intraspecific competition in the tephritid fruit fly *Rhagoletis pomonella*. Ecology 68:878-886.
- Bolnick, D. I., R., J.A., Svanbäck, Fordyce, L.H., Yang, J.M Davis, C.D. Hulsey e M.L. Forister. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. American Naturalist 161:1-28.
- Díaz-Fleischer, F., D. e M. Aluja, 2003a. Behavioural plasticity in relation to egg and time limitation: the case of two fly species in the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). Oikos 100: 125-133.
- Díaz-Fleischer, F., D. e M. Aluja. 2003b. Clutch size in frugivorous insects as a function of host firmness: the case of the tephritid fly *Anastrepha ludens*. Ecological Entomology 28: 268-277.
- Dixon, A.F.G. 2003. Climate change and phenological asynchrony. Ecological Entomology 23: 380-381.
- EcoSim 7. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>. Kesey-Bear and Acquired Intelligence, Inc.

- Fenner, M., J. E. Cresswell e R. A. Hurtley. 2002. Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by insect larvae in common Asteraceae. *Oecologia* 130:72-77.
- Fox, L. R. e P. A. Morrow. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? *Science* 211: 887-893.
- Freese, G. e H. Zwölfer. 1996. The problem of optimal clutch size in a tritrophic system: the oviposition strategy of the thistle gallfly *Urophora cardui* (Diptera, Tephritidae). *Oecologia* 108: 293-302.
- Gingras, D., P. Dutilleul e G. Boivin. 2002. Modelling the impact of plant structure on host-finding behavior of parasitoids. *Oecologia* 130: 396-402.
- Gotelli, N.J. e G.L. Entsminger. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
<http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Headrick, D. H. e R. D. Goeden, 1998. The biology of nonfrugivorous tephritid fruit flies. *Annual Review of Entomology* 43: 217-241.
- King, R. M. e H. Robinson. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). *Monographs in Systematic Botany from Missouri Botanical Garden*, 22: 1-581.
- Kovaleski, A., R. L. Sugayma e A. Malavasi. 1999. Movement of *Anastrepha fraterculus* from native breeding sites into apple orchards in Southern Brazil. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 457-463.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, New York. 654 p.
- Kuussaari, M., M. Singer e I. Hanski. 2000. Local specialization and landscape-level influence on host use in an herbivorous insect. *Ecology* 81:2177-2187.

- Lalonde, R. G. e B. D. Roitberg. 1992. Host selection behavior of a thistle-feeding fly: choices and consequences. *Oecologia* 90: 534-539.
- Macedo, A. C. C. 2000. Variação espacial na densidade, riqueza e composição de espécies de insetos associados a capítulos de *Senecio brasiliensis* (Asteraceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Marques, E. S. A., P. W. Price e N. S. Cobb. 2000. Resource abundance and insect herbivore diversity on woody fabaceous desert plants. *Environmental Entomology* 29: 696-703.
- Martins, M. 2001. www.eco.ib.usp.br.
- Nufio, C. R. e D. R. Papaj. 2001. Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99: 273-293.
- Prado, P. I., T. M. Lewinsohn, A. M. Almeida, A.L. Norrbom, B. D. Buys, A. C. Macedo, e M. B. Lopes. 2002. The fauna of tephritidae (Diptera) from capitula of Asteraceae in Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104: 1007-1028.
- Prokopy, R. J., W. H. Reissig e V. Moericke. 1976. Marking pheromones deterring repeated oviposition in *Rhagoletis* flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 20: 170-178.
- Rausher, M. D. 1983. Alteration of oviposition behavior by *Battus philenor* butterflies in response to variation in host-plant density. *Ecology* 64:1028-1034.
- Rhainds, M. e G. English-Loeb. 2003. Testing the resource concentration hypothesis with tarnished plant bug on strawberry: density of hosts and patch size influence the interaction between abundance of nymphs and incidence of damage. *Ecological Entomology* 28: 348-358.

- Romstöck-Völkl, M. e C. Wissel. 1989. Spatial and seasonal patterns in the egg distribution of *Tephritis conura* (Diptera: Tephritidae). *Oikos* 55: 165-174.
- Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- Scheirs, J. e L. D. Bruyn. 2002. Temporal variability of top-down forces and their role in host choice evolution of phytophagous arthropods. *Oikos* 97: 139-144.
- Singer, M.C. 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution* 37:389-403.
- Straw, N. A. 1989 The timing of oviposition and larval growth by two tephritid fly species in relation to host-plant development. *Ecological Entomology* 14: 443-454.
- Williams, I. S., T. H. Jones e S. E. Hartley. 2001. The role of resources and natural enemies in determining the distribution of an insect herbivore population. *Ecological Entomology* 26: 204-211.
- Wilkinson, L., G. Blanck e C. Gruber. 1996. Desktop data analysis with Systat. Prentice Hall, New Jersey. 798 pp.

Tabela 1. Medidas de recurso em cada escala de estudo no cerrado e pasto de Itirapina com respectivas variáveis-respostas e análises estatísticas correspondentes.

Escala	Medidas do recurso	Variáveis-resposta	Análises
Área	- abundâncias das hospedeiras	Para cada hospedeira:	ANOVA
	- número de capítulos por hospedeira	- abundâncias e riquezas totais de insetos; - abundâncias e riquezas por planta; - riqueza de insetos por planta; - taxa de infestação por planta; - taxa de ataque por parasitóides em cada planta.	teste de Student (t) Kruskal-Wallis Mann-Whitney Qui-quadrado
Parcela	- abundâncias e densidades relativas da hospedeira na parcela	-abundância média de insetos por planta (geral e por hospedeira) na parcela	- Regressão
	- média de capítulos por planta para cada hospedeira na parcela	- riqueza média de insetos por planta na parcela - taxa média de ataque por parasitóides na parcela	- Análise de dispersão de pontos
Planta individual	- número e peso de capítulos por planta	- abundância de insetos por planta	- Regressão
	- altura da planta	- taxa de infestação por planta - taxa de ataque por parasitóides em cada planta	- Análise de dispersão de pontos

Tabela 2. Caracterização de recursos no cerrado: total de indivíduos (contados e coletados), frequência de ocorrência nas parcelas, número média e desvio padrão de indivíduos por parcela, densidade absoluta (dens abs), Índice de dispersão de Morisita padronizado (Ip), tipo de distribuição das espécies, total de capítulos, número médio de capítulos e desvio padrão por planta, peso total e médio de capítulos por planta, comprimento médio por planta para cada espécie hospedeira do gênero *Chromolaena* (Asteraceae) - Itirapina - 2002.

Hospedeira	ind nas parcelas	amostras coletadas	freq. nas parcelas(%)	$\bar{X} \pm dp$ (ind/parc)	dens abs (ind/m ²)	Ip	Distribuição	número de capítulos	média cap / planta	peso total (g)	peso médio / planta (mg)	Peso médio / cap (mg)	comp médio / planta (cm)
<i>C. squalida</i>	270	268	80,6	3,8 \pm 3,8	15 x 10 ⁻²	0,51	agregada	79853	298 \pm 451	1062	396 \pm 599	1,29 \pm 0,4	88,3 \pm 29,7
<i>C. pedunculosa</i>	222	221	86	3 \pm 2,7	12 x 10 ⁻²	0,50	agregada	94555	428 \pm 695	1123	508 \pm 833	1,25 \pm 0,7	89,5 \pm 31,9
<i>C. pungens</i>	167	165	63,8	2,3 \pm 2,6	9 x 10 ⁻²	0,51	agregada	37382	227 \pm 404	841	510 \pm 967	2,16 \pm 0,5	88,3 \pm 26,2
<i>C. odorata</i>	3	3	2,7	0,04 \pm 0,3	0,2 x 10 ⁻²	-	-	1480	493 \pm 684	16	533 \pm 730	1,2 \pm 0,2	11,3 \pm 29,7
<i>C. chaseae</i>	1	1	1,4	0,00 \pm 0,1	0,05 x 10 ⁻²	-	-	50	-	0,8	80	1,5	60
total	663	658	97	9 \pm 5,7	36 x 10 ⁻²	0,50	agregada	213320	324 \pm 540	3043	4,62 \pm 7,85	1,45 \pm 0,7	88,8 \pm 29,6

- Ip = 0 (aleatória); Ip > 0 (agregada); Ip < 0 (uniforme)

Tabela 3. Valores dos coeficientes de correlação de Pearson e respectivas probabilidades entre as variáveis (ln) peso de capítulos por planta, (ln) número de capítulos por planta e altura de cada planta (n = 658) no cerrado de Itirapina.

Variáveis	Coeficiente de correlação de Pearson	Probabilidade
(ln) peso de capítulos x (ln) número de capítulos	0,97	< 0,001
altura da planta x (ln) número de capítulos	0,77	< 0,001
(ln) peso de capítulos x altura da planta	0,75	< 0,001

Tabela 4. Caracterização do recurso no pasto: total de indivíduos (contados e coletados), frequência de ocorrência nas parcelas, número média e desvio padrão de indivíduos por parcela, densidade absoluta (dens abs), Índice de dispersão de Morisita padronizado (I_p), tipo de distribuição das espécies, total de capítulos, número médio de capítulos e desvio padrão por planta, peso total e médio de capítulos por planta, comprimento médio por planta para cada espécie hospedeira do gênero *Chromolaena* (Asteraceae) - Itirapina - 2002.

Hospedeira	ind nas parcelas	amostras coletadas	freq. nas parcelas(%)	$\bar{X} \pm dp$	dens abs (ind/m ²)	I_p^4	Distribuição	número de capítulos	média cap / planta	peso total (g)	peso médio / planta	Peso médio / cap	comp médio / planta
<i>C. pedunculosa</i>	1371	257 ¹	97	19 ± 20	78 x 10 ⁻²	0,51	agregada	18098	71 ± 106,5	187,3	72,9 ± 87,0	1,1 ± 0,7	63,7 ± 14,8
<i>C. squalida</i>	5	62 ²	2,9	0,09 ± 0,5	0,3 x 10 ⁻²	-	-	800	160 ± 51,3	11,7	195 ± 181,4	1,4 ± 0,1	86,5 ± 17,3
<i>C. odorata</i>	1	1	1,4	0,01 ± 0,1	0,05 x 10 ⁻²	-	-	137	-	1,6	162,2	1,2	82
total	1377	264 ³		19 ± 20	79 x 10 ⁻²			19035	72,9 ± 107	200,6	76 ± 91,4	1,1 ± 0,7	64 ± 15,2

1. Contagem e pesagem de capítulos foram feitas para 255 plantas; 2. Contagem de capítulos feita para 5 plantas; 3. Pesagem de capítulos feita para 264 plantas, contagem de capítulos feita para 261 plantas e medida de comprimento para 264 plantas. 4. $I_p = 0$ (aleatória); $I_p > 0$ (agregada); $I_p < 0$ (uniforme)

Tabela 5. Abundância (n) e frequência de ocorrência de insetos nas amostras de cada espécie hospedeira do gênero *Chromolaena* (f), no total de plantas amostradas (F ind; n = 663) e no total de parcelas amostradas (F parc, n = 70) no cerrado.

Ordem	Família	Morfotipo	<i>C. pedunculosa</i> (n = 221)		<i>C. squalida</i> (n = 168)		<i>C. pungens</i> (n = 165)		<i>C. odorata</i> (n = 3)		<i>C. chaseae</i> (n = 1)		Total	F ind (%)	F parc (%)
			n	f (%)	n	f (%)	n	f (%)	n	f (%)	n	f (%)			
Diptera	Tephritidae	<i>Xanthaciura</i> sp	163	27.6	200	38.7	45	13.9	0	0	0	0	408	22.5	80
		<i>X. chrysura</i>	88	23	56	23.2	119	30.3	5	67	0	0	268	21.4	77
		<i>X. biocellata</i>	55	15.8	60	23.2	68	22.4	2	33	1	100	185	16.9	77
		<i>Cecidochares connexa</i>	93	22.2	52	19	135	28.5	2	33	0	0	282	19.5	76.7
		<i>C. spE</i>	5	1.8	34	9.5	3	1.2	0	0	0	0	42	3.3	21.4
		<i>C. fluminensis</i>	1	0.5	1	0.6	0	0	0	0	0	0	2	0.3	2.9
		<i>Neomyopites paulensis</i>	11	4	4	1.2	4	1.2	0	0	0	0	19	2	14.3
	subtotal		416		407		374		9		1		1207		
	Agromyzidae	<i>Melanagromyza minimoides</i>	0	0	0	0	2	1.2	0	0	0	0	2	0.3	2.9
	subtotal		0				2		0		0		2		
Coleoptera	Apionidae	<i>Apion</i> sp2	457	18.6	23	8.9	0	0	0	0	0	0	480	8.4	45.7
	subtotal		457		23		0		0		0		480		
Lepidoptera	Pterophoridae	<i>Adaina bipunctata</i>	1	0.5	0	0	2	1.2	0	0	0	0	3	0.5	4.3
	Gelechiidae	<i>Recurvaria</i> sp	3	1.4	1	0.6	13	6.7	0	0	0	0	17	2.3	20
	total		4		1		15		0		0		20		
Total geral			877		431		391		9		1		1709		
Riqueza			10		11		9		4		1		11		
parasitóides			122		53		64		1		0		240		

Tabela 6. Valores do teste de qui-quadrado (χ^2 , gl = 2) e respectiva significância (P) para a relação entre abundâncias de insetos (geral e das quatro espécies mais abundantes de Tephritidae) e proporção de número de capítulos e de número de plantas das espécies hospedeiras *Chromolaena pedunculosa*, *C. squalida* e *C. pungens* no cerrado de Itirapina.

	Proporção de capítulos		Proporção de plantas	
	χ^2	P	χ^2	P
<i>Xanthaciura</i> sp	25,95	< 0,001	31,94	< 0,001
<i>X. chrysura</i>	139,25	< 0,001	44,84	< 0,001
<i>X. biocellata</i>	49,28	< 0,001	10,36	< 0,01
<i>Cecidochara connexa</i>	183,00	< 0,001	60,99	< 0,001
Total	113,94	< 0,001	71,87	< 0,001

Tabela 7. Abundância (n) e frequência de ocorrência de insetos nas amostras de cada espécie hospedeira do gênero *Chromolaena* (f), no total de plantas amostradas (F ind, n = 263) e no total de parcelas amostradas (F parc, n = 60) no pasto.

Ordem	Família	Morfotipo	<i>C. pedunculosa</i> (n = 255)		<i>C. squalida</i> (n = 5)		<i>C. odorata</i> (n = 1)		Total	F ind (%)	F parc (%)
			n	f (%)	n	f (%)	n	f (%)			
Diptera	Tephritidae	<i>Xanthaciura sp</i>	0	0	1	20	0	0	1	0.4	1.7
		<i>X. chrysura</i>	1	0.4	0	0	0	0	1	0.4	1.7
		<i>X. biocellata</i>	20	5	0	0	0	0	20	4.9	16.7
		<i>Cecidochara connexa</i>	197	32.5	3	60	0	0	200	32.7	76.7
		<i>C. spE</i>	2	0.8	0	0	0	0	2	0.8	3.3
		<i>Neomyopites paulensis</i>	1	0.4	0	0	3	100	4	0.8	3.3
		<i>Trupanea</i> sp1	1	0.4	0	0	0	0	1	0.4	1.7
	subtotal	222		4		3		229			
Coleoptera	Apionidae	<i>Apion</i> sp1	1	0.4	1	20	0	0	1	6.5	1.7
		<i>Apion</i> sp2	43	6.3	0	0	0	0	44	0.4	20
	subtotal	44		1		0		45			
Total geral			266		5		3		274		
Riqueza			8		3		1		9		
parasitóides			95		3		1		9		

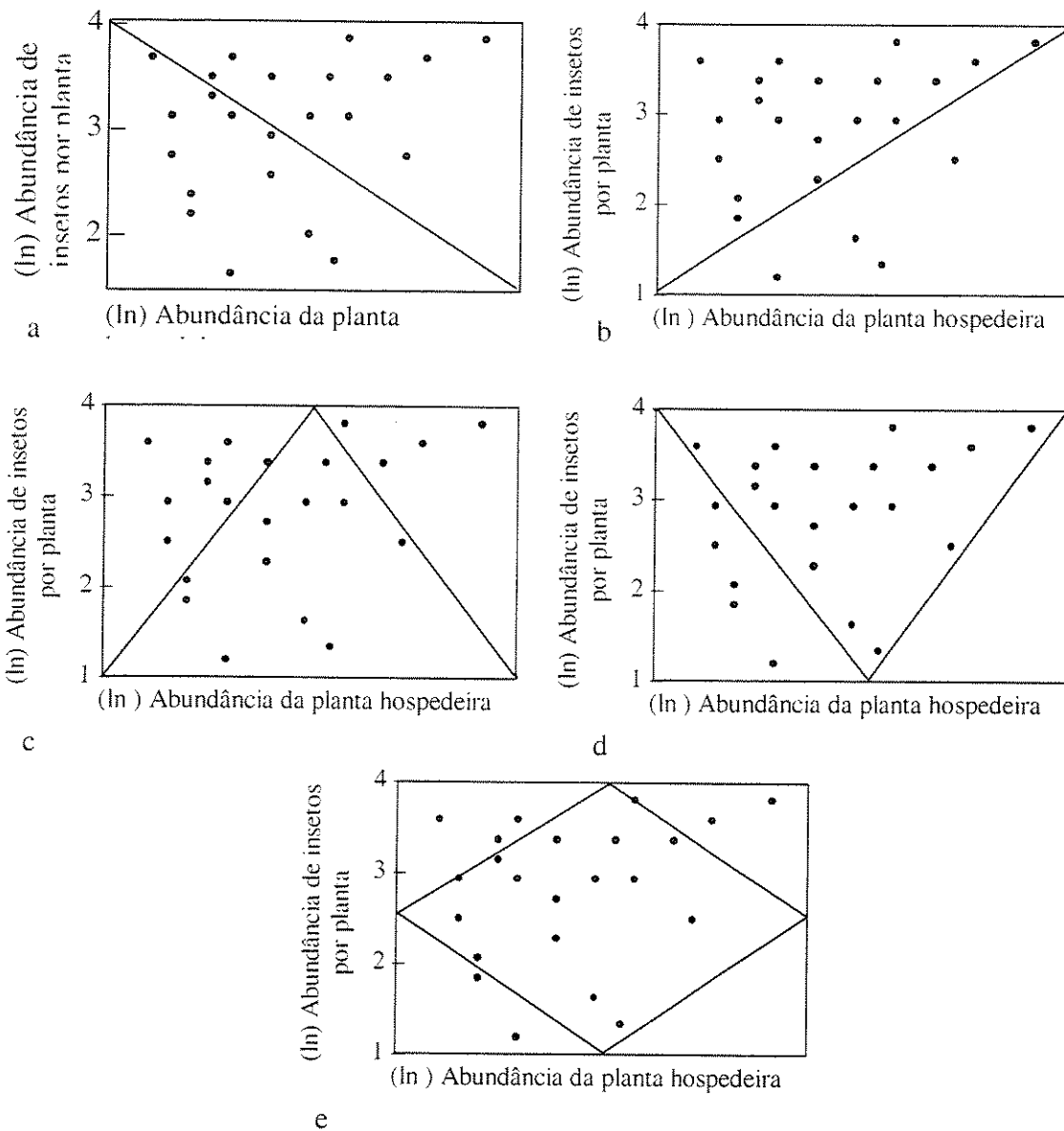


Figura 1. Modelos de envelope definidos a partir dos limites dos dados observados (valores mínimos e máximos de x e y): (a) triângulo esquerdo, (b) triângulo direito, (c) pirâmide, (d) pirâmide invertida, (e) bordas do gráfico de dispersão dos pontos. (ver mais detalhes no texto). Dados hipotéticos.

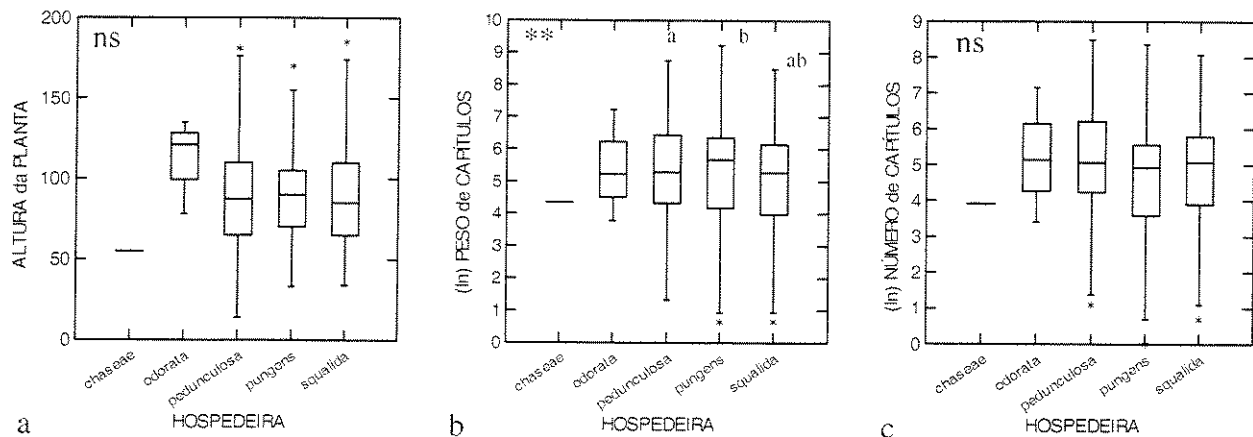


Figura 2. (a) Altura da planta (cm), (b) (ln) número de capítulos e (c) (ln) peso dos capítulos (mg) de *Chromolaena chaseae*, *C. odorata*, *C. pedunculosa*, *C. pungens* e *C. squalida*, no cerrado de Itirapina. A mediana está representada pela linha horizontal dentro do retângulo que delimita o 1º e o 3º quartis.. Significância da ANOVA: **: $P < 0,01$; ns: $P > 0,05$. As letras em (b) representam o resultado do teste de Tukey a posteriori.

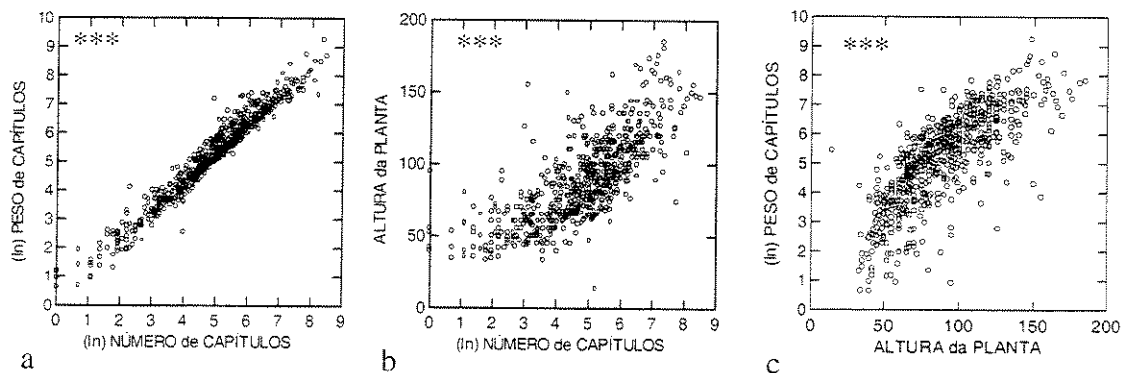


Figura 3. Correlação entre as variáveis (ln) peso de capítulos por planta, (ln) número de capítulos por planta e altura de cada planta no cerrado de Itirapina. Significância do Coeficiente de Correlação de Pearson: *** = $P < 0,001$.

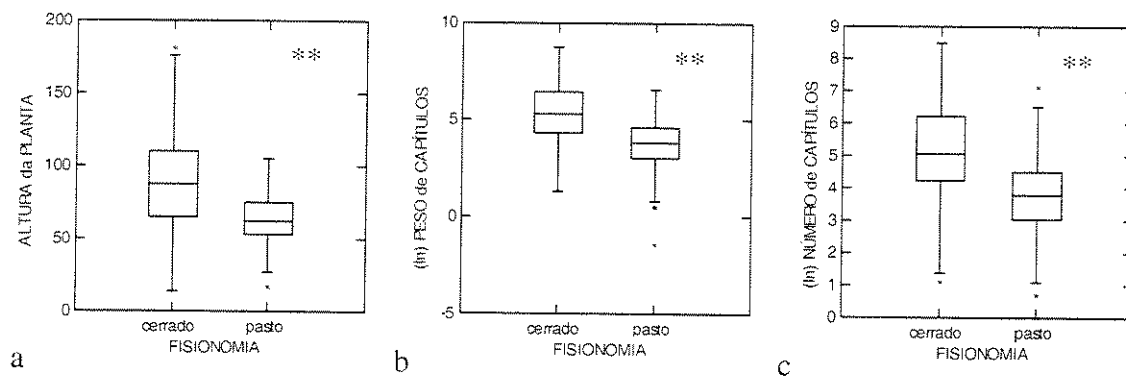


Figura 4. Altura da planta (cm), (ln) número de capítulos e (ln) peso dos capítulos (mg); por indivíduo de *C. pedunculosa* no cerrado e no pasto de Itirapina. Significância do teste t: ***: $P < 0,001$. (ver legenda da figura 2).

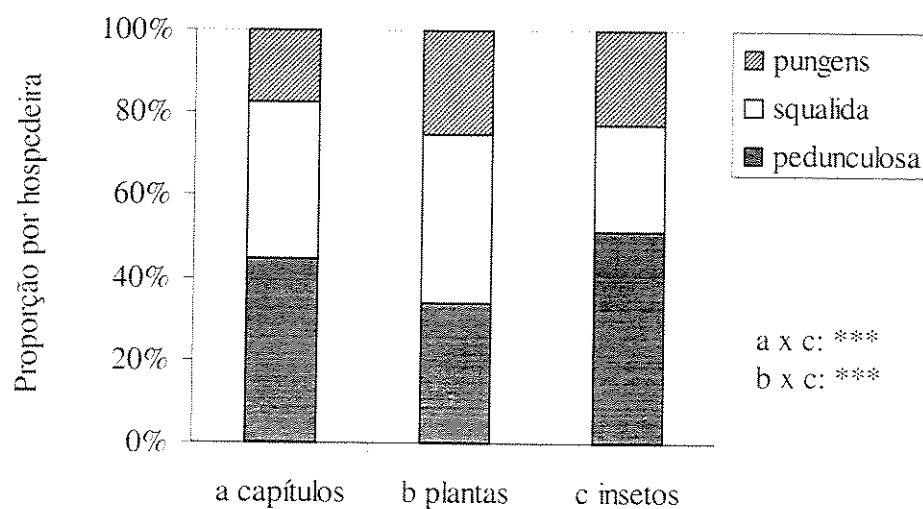


Figura 5. Proporção de (a) capítulos, (b) de plantas e (c) de insetos emergidos das espécies hospedeiras, *C. pedunculosa* (preto), *C. squalida* (branco) e *C. pungens* (cinza) no cerrado de Itirapina. Significância do teste de qui-quadrado: *** = $P < 0,001$.

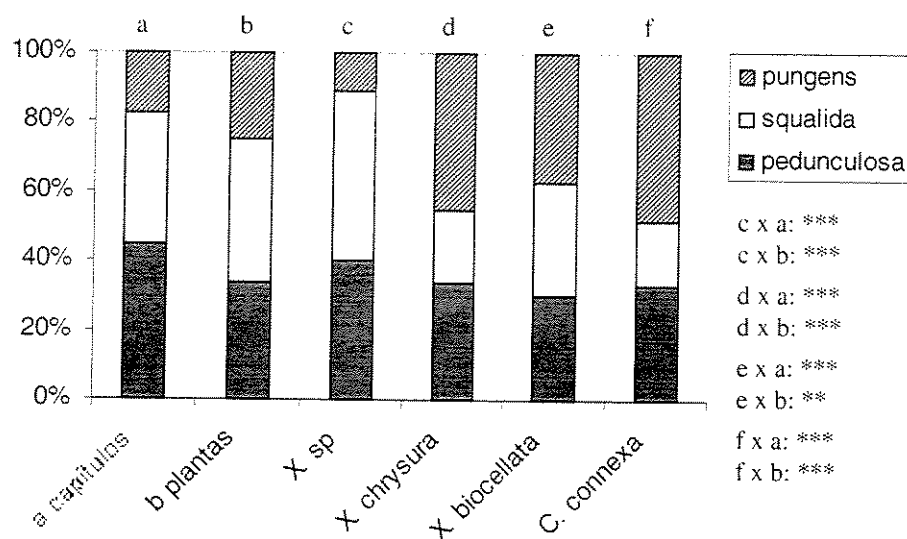


Figura 6. Proporção de (a) capítulos, (b) de plantas e de insetos das espécies *Xanthaciura* sp., *X. chrysura*, *X. biocellata* e *Cecidochara connexa* emergidos de cada espécie hospedeira *C. pedunculosa* (preto), *C. squalida* (branco) e *C. pungens* (cinza) no cerrado de Itirapina. Significância do teste de qui-quadrado: *** = $P < 0,001$, ** = $P < 0,01$.

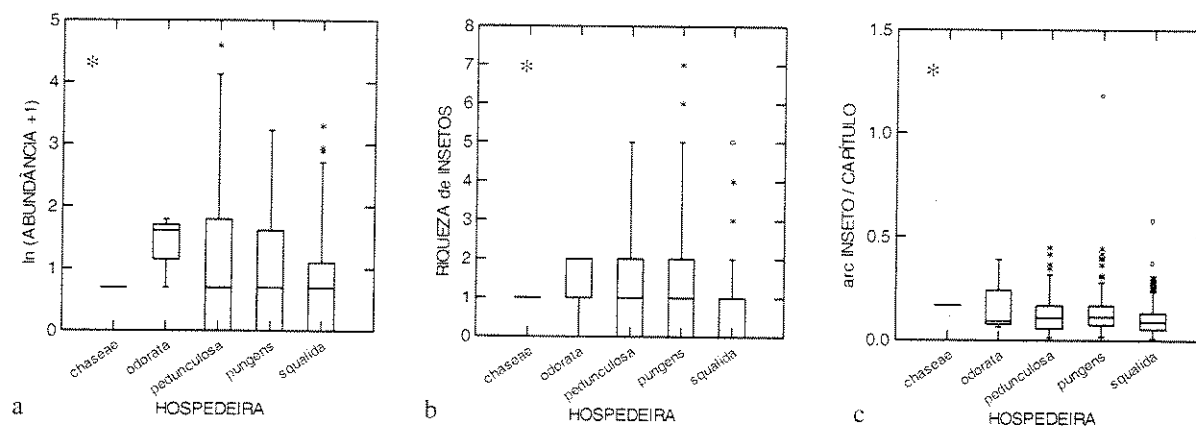


Figura 7. (a) Abundância de insetos por planta, (b) riqueza de insetos por planta e (c) proporção de insetos por capítulo em cada planta das espécies hospedeiras, *C. chaseae*, *C. odorata*, *C. pedunculosa*, *C. pungens* e *C. squalida*, do cerrado de Itirapina. Significância do teste estatístico de Kruskal-Wallis: ** = $P < 0,01$; * = $P < 0,05$.

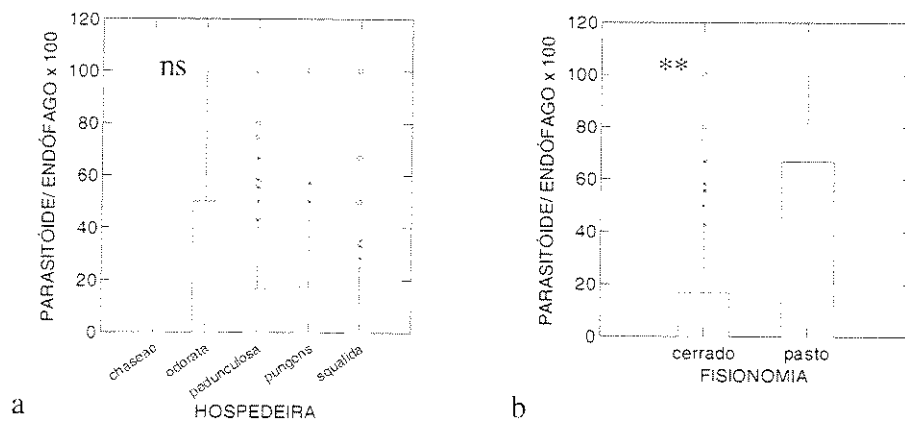


Figura 8. Proporção de parasitóides/endófagos (x 100) (a) em *Chromolaena chaseae*, *C. odorata*, *C. pedunculosa*, *C. pungens* e *C. squalida* no cerrado e em *C. pedunculosa* no pasto. Significância do teste de Kruskal-Wallis (a) e Mann-Whitney (b) : ns = não significativo, ** = P < 0,01.

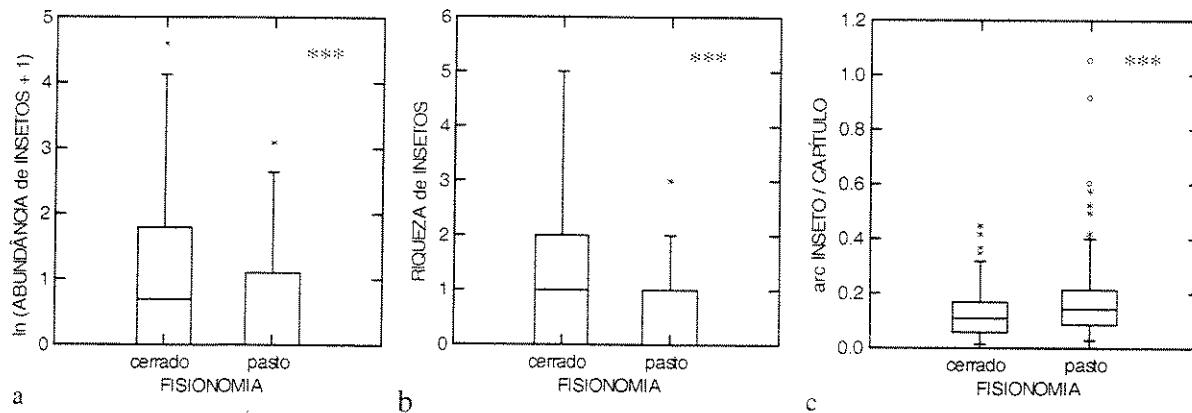


Figura 9. (a) Abundância de insetos por planta, (b) riqueza de insetos por planta e (c) proporção de insetos/capítulos por planta nos indivíduos de *C. pedunculosa* do cerrado e do pasto de Itirapina. Significância do teste de Mann-Whitney: *** = P < 0.001.

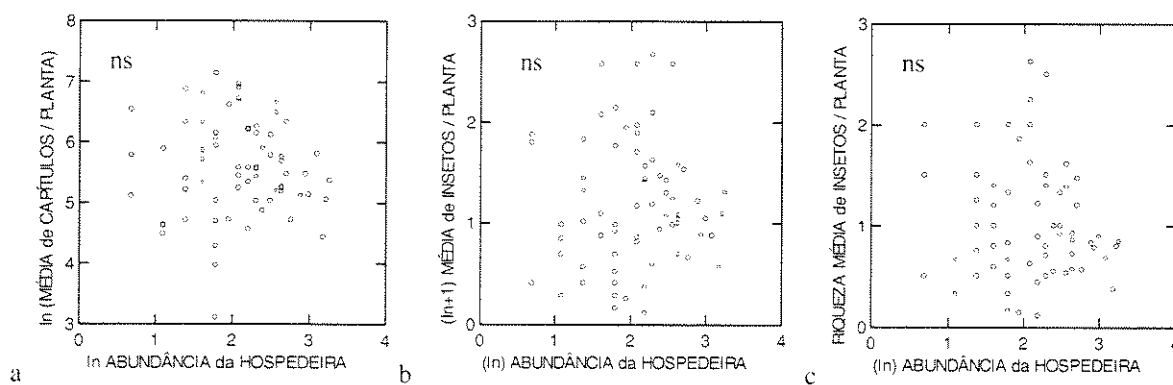


Figura 10. Relação da abundância de plantas das espécies de *Chromolaena* nas parcelas com: (a) média de capitulos por planta; (b) abundância média de insetos por planta e (c) riqueza média de insetos por planta do cerrado de Itirapina. Significância da regressão : ns : $P > 0,05$.

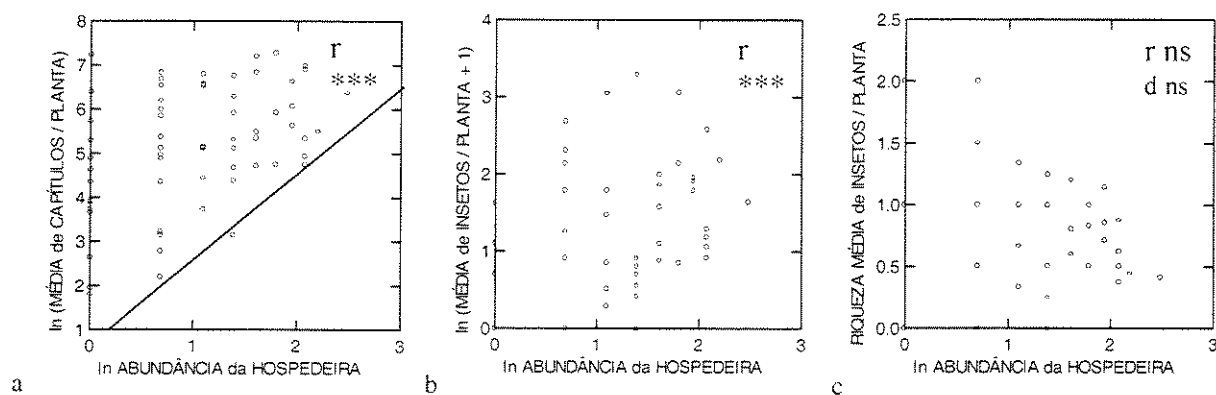


Figura 11. Relação da abundância de *Chromolaena pedunculosa* em cada parcela do cerrado com: (a) média de capitulos por planta (b: 0,8; r : 0,42); (b) abundância média de insetos por planta (b: 0,59; r : 0,47) e (c) riqueza média de insetos por planta (b: 0,04; r : 0,05). Significância da regressão (r) e da dispersão dos pontos (d): *** : $P < 0,001$; * : $P < 0,05$; ns : $P > 0,05$. A linha em (a) representa a borda da forma testada (triângulo direito inferior).

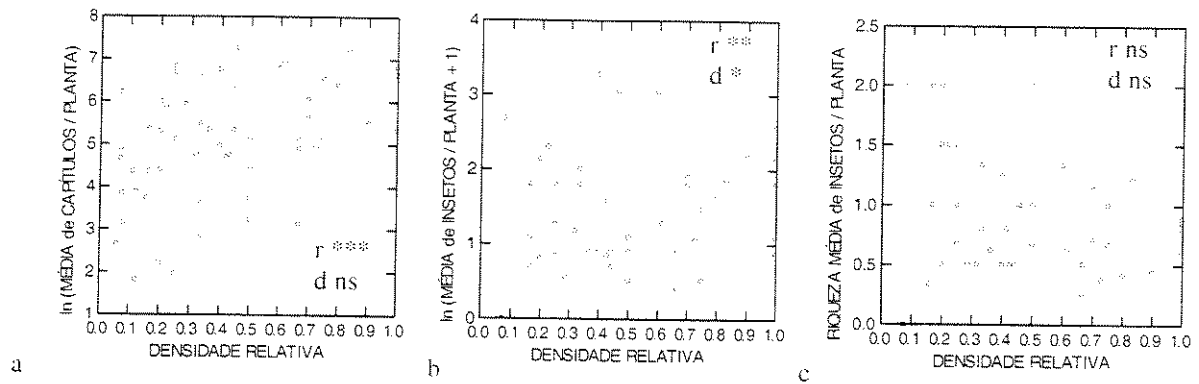


Figura 12. Relação da densidade relativa de *Chromolaena pedunculosa* em cada parcela do cerrado com: (a) média de capítulos por planta (b: 1,9; r: 0,4) ; (b) abundância média de insetos por planta (b: 1,25; r: 0,39) e (c) riqueza média de insetos por planta (b: 0,28; r: 0,13). Significância da regressão (r) e da dispersão dos pontos (d): ***: $P < 0,001$; **: $P < 0,01$; *: $P < 0,05$; ns : $P > 0,05$.

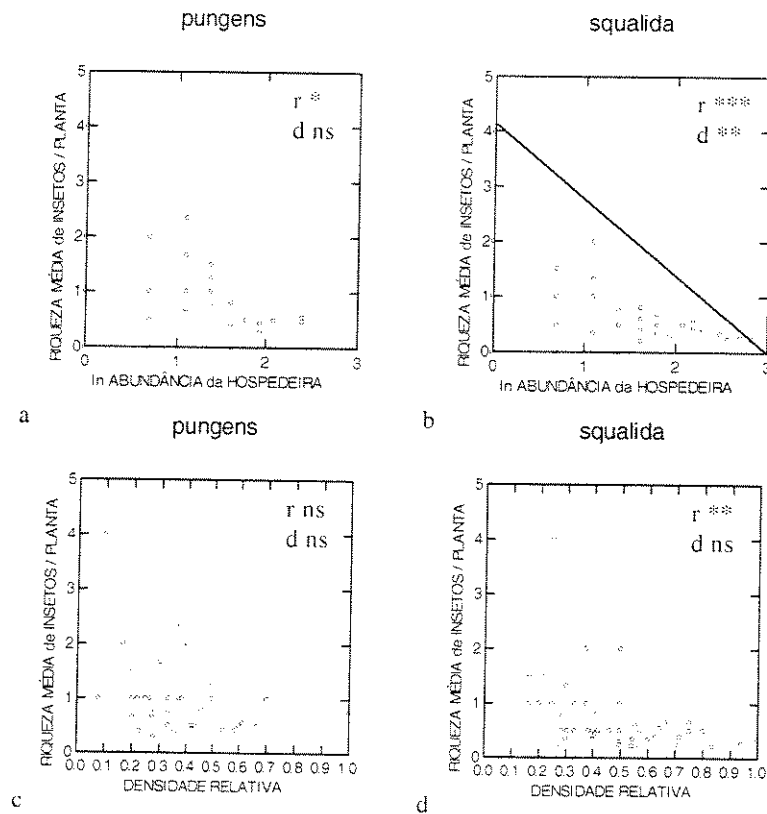


Figura 13. Relação da riqueza média de insetos por planta em cada parcela do cerrado e: (a) abundância de plantas por parcela (b: -0,27; r: -0,27) e (b) densidade relativa de *Chromolaena pungens* (b: -0,77; r: -0,19) e (c) abundância de plantas (b: -0,32; r: -0,39) e (b) densidade relativa de *C. squalida* (b: -0,9; r: -0,28). Significância da regressão (r) e da dispersão dos pontos (d): ***: $P < 0,001$; **: $P < 0,01$; *: $P < 0,05$; ns : $P > 0,05$. A linha em (b) representa a borda da forma testada (triângulo esquerdo inferior).

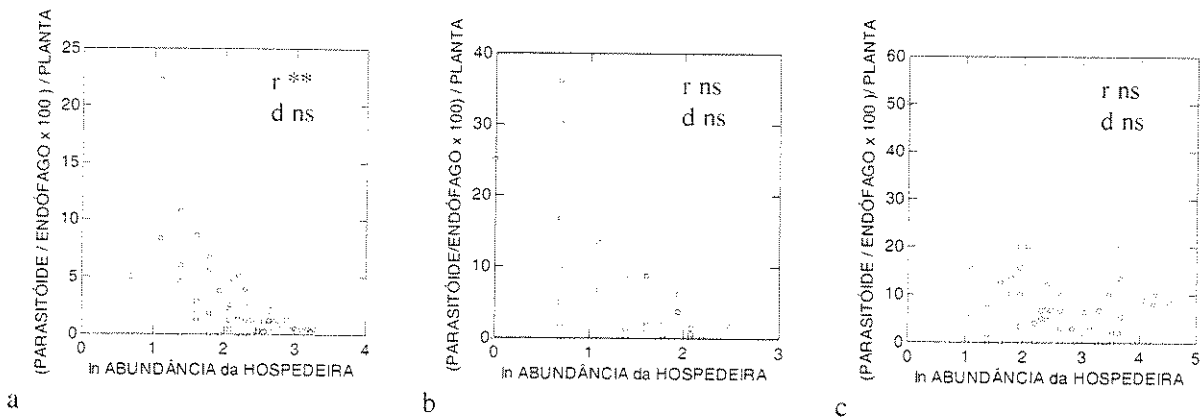


Figura 14. Relação da proporção média de parasitóide/endófago (x 100) por planta nas parcelas de cerrado com: (a) abundância total de hospedeiras (b: - 1,88, $r = - 0,34$); (b) abundância de *Chromolaena pedunculosa* e nas parcelas do pasto com (c) abundância de *C. pedunculosa*. Significância da regressão (r) e da dispersão dos pontos (d): **, $P < 0,01$, ns: $P > 0,05$.

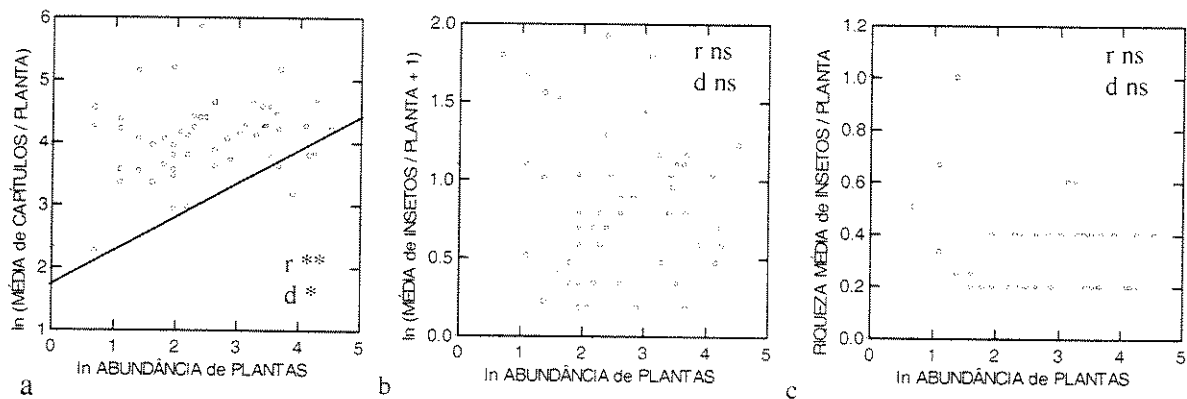


Figura 15. Relação da abundância de *Chromolaena pedunculosa* em parcelas do pasto com: (a) média de capítulos por planta (b: 0,22; $r = 0,36$); (b) abundância média de insetos por planta e (c) riqueza média de insetos por planta. Significância da regressão (r) e da dispersão dos pontos (d): **: $P < 0,001$; *: $P < 0,05$; ns : $P > 0,05$. A linha em (a) representa a borda da forma testada (triângulo direito inferior).

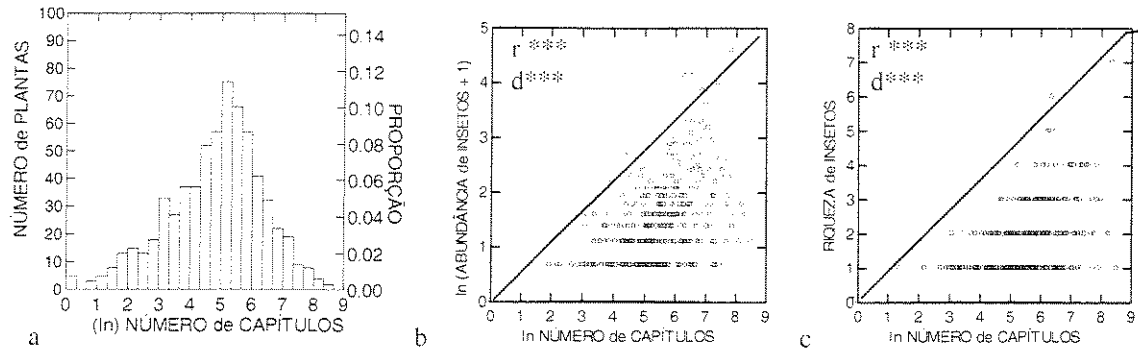


Figura 16. (a) Distribuição de freqüências de número de capítulos por planta e relação do número de capítulos com (b) abundância de insetos (b: 0.32, r : 0.56) e com (c) riqueza de insetos (b: 0.39, r : 0.56) para as espécies de *Chromolaena* no cerrado. Significância da regressão (r) e dispersão dos pontos: $***$: $P < 0.001$.

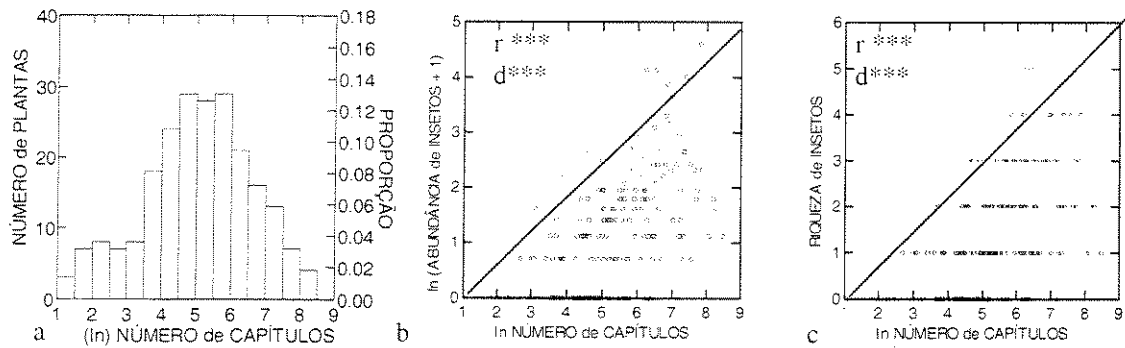


Figura 17. (a) Distribuição de freqüências de número de capítulos por planta e relação do número de capítulos com (b) abundância de insetos (b: 0.38, r : 0.59) e com (c) riqueza de insetos (b: 0.43, r : 0.55) para *Chromolaena pedunculosa* no cerrado. Significância da regressão (r) e dispersão dos pontos: $***$: $P < 0.001$.

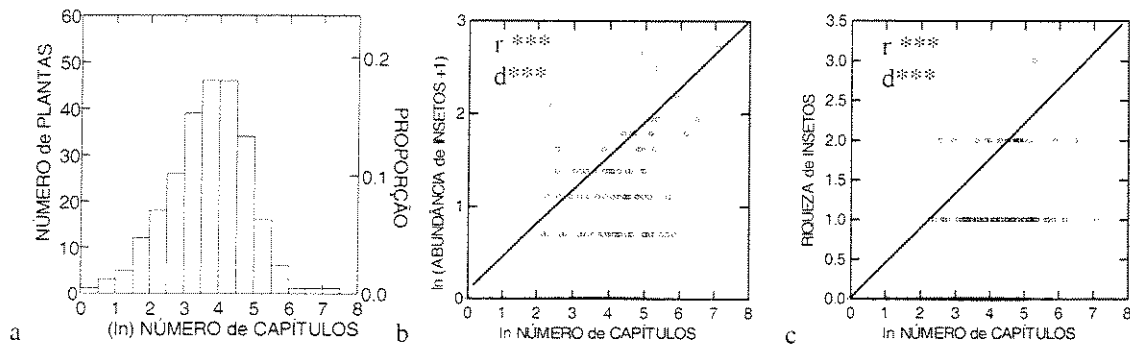


Figura 18. (a) Distribuição de freqüências de número de capítulos por planta e relação do número de capítulos com (b) abundância de insetos (b: 0.26, r : 0.45) e com (c) riqueza de insetos (b: 0.22, r : 0.4) para *Chromolaena pedunculosa* no pasto. Significância da regressão (r) e dispersão dos pontos: $***$: $P < 0.001$.

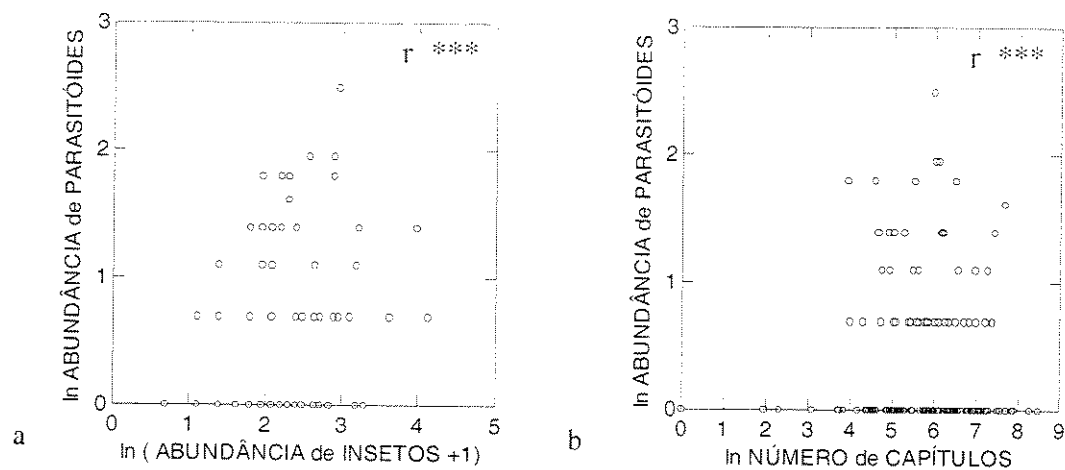


Figura 19. Relação da abundância de parasitóides por planta e: (a) abundância de insetos por planta (b: 0,14, r : 0,42) e (b) número de capítulos de cada planta (b: 0,03, r : 0,17) das espécies de *Chromolaena* do cerrado em Itirapina. Significância da regressão (r): ***: $P < 0,001$.

Capítulo 3

DIVERSIDADE DE ESPÉCIES DE ASTERACEAE E DE INSETOS ENDÓFAGOS EM DIFERENTES COMPONENTES DA FISIONOMIA DA PAISAGEM DO ESTADO DE SÃO PAULO

INTRODUÇÃO

As diversas alterações da paisagem, causadas pela intensa ação antrópica, têm afetado a distribuição e abundância dos organismos e, conseqüentemente, a estrutura de comunidades naturais (Gibbs e Stanton, 2001). O mosaico resultante consiste de manchas de vários tipos de uso da terra e de habitats naturais (Wagner e Edward, 2001) e, portanto, em qualquer ponto da paisagem, a diversidade vai ser determinada por fatores múltiplos atuando em escalas múltiplas (Turner, 1989).

Numa escala espacial, a diversidade total (ou gama), pode ser desmembrada em dois componentes: diversidade alfa (α) ou local e diversidade beta (β) ou entre habitats (Whittaker, 1972). O estudo das similaridades ou diferenças na composição das comunidades entre os diferentes habitats da paisagem permite testar hipóteses sobre o papel de diferentes processos envolvidos na geração e manutenção da diversidade (Harvey *et al.*, 1983), além de representar uma medida da diferenciação de espécies entre habitats, ou seja, da diversidade β (Magurran, 1988). O grau de similaridade entre comunidades de diferentes locais depende da distribuição das variáveis físicas e bióticas que determinam as dimensões do nicho multidimensional de cada espécie e conseqüentemente de sua abundância e

distribuição (Brown, 1984). A variação espacial nestas variáveis, embora possa ser estocástica, é auto-correlacionada, de forma que locais mais próximos tenderão a ter condições ambientais mais similares que locais mais distantes (Brown, 1984).

A distinção entre as escalas espaciais, local e regional, é importante porque o impacto relativo dos processos ecológicos versus biogeográficos sobre a estrutura de comunidades depende em parte da intensidade de interações dentro do habitat local (Cornell e Lawton, 1992). A avaliação de riqueza local para estudos de comunidades associadas, não só em termos do número de espécies, mas também sua diversidade de interações (Thompson, 1997), é essencial para compreender os padrões de riqueza de espécies e suas implicações (Ricklefs, 1987). Riqueza “local” é um termo vago, mas implica numa escala congruente com os processos interativos dentro de comunidades e com a escala da dinâmica e dispersão de indivíduos e populações envolvidos (Lewinsohn, 1991).

Localmente, a diversidade é restrita pelas condições físicas do ambiente, tais como perturbações e complexidade estrutural do habitat (Schluter e Ricklefs, 1993). A heterogeneidade ambiental pode gerar maior riqueza devido à inclusão de novos habitats (conseqüentemente, maior diversidade de recursos) à medida que uma área maior é amostrada (Hipótese da heterogeneidade de habitats - Whittaker, 1998). Entretanto, este efeito pode ser da área *per se* e a heterogeneidade pode, então, ter pouco efeito sobre a riqueza (Johnson *et al*, 2003). A riqueza de espécies, por sua vez, pode determinar aumento da heterogeneidade ambiental (Stewart *et al.*, 1999), particularmente nos sistemas herbívoros-plantas.

As perturbações, em grande ou pequena escala, são fontes importantes de heterogeneidade que contribuem para a dinâmica local dentro do ecossistema (Wiens, 1999). Na ausência de perturbação, os sistemas alcançam equilíbrio e a exclusão

competitiva reduz a diversidade a níveis mínimos. Quando as perturbações são intensas ou muito frequentes, poucas espécies podem persistir ou recolonizar depois de cada evento, o que resulta em baixa diversidade. Níveis moderados de perturbação podem maximizar a diversidade dos habitats e, conseqüentemente, das espécies na paisagem (Mackey e Currie, 2000). Quando as perturbações têm frequência ou intensidade intermediárias, existem mais oportunidades para o restabelecimento de espécies pioneiras. Então, o máximo da diversidade deve ocorrer em frequências e intensidades intermediárias (Hipótese da Perturbação Intermediária - Connell, 1978) (revisão em Mackey e Currie, 2000 e Huston, 1979). As perturbações de origem antrópica, por outro lado, ao invés de contribuir para a heterogeneidade espacial, tendem a homogeneizar padrões da paisagem, pelo menos em escalas finas a intermediárias (Wiens, 1999).

Um dos padrões intrigantes na estrutura de comunidades que ocorre em muitos ambientes fragmentados, natural ou antropicamente, é o aninhamento de comunidades (Hecnar e M'Closkey, 1997). Neste tipo de estrutura, comunidades de ilhas (ou fragmentos) empobrecidas são subconjuntos de ilhas mais ricas (Atmar e Patterson, 1993). Teoricamente, estes padrões aninhados de composição de espécies podem ser gerados por um ou ambos processos principais que governam mudanças em comunidades: perda de espécies via extinção local ou ganho de espécies via colonização (Patterson e Atmar, 1986). Imigração e heterogeneidade de habitat entre ilhas também podem ser mecanismos que geram aninhamento (Atmar e Patterson, 1993; Lomolino, 1996). Perturbações também podem promover estruturas aninhadas por restringir localmente, tempo e espaço de forrageamento e oportunidades para reprodução, e assim reduzir adequação do fragmento. Regionalmente, podem aumentar a extinção e diminuir a probabilidade de colonização em fragmentos altamente perturbados (Fernández-Juricic, 2002). O conceito de aninhamento é

estritamente relacionado ao conceito de diversidade β (Whittaker, 1972), mais precisamente, o primeiro é o inverso do segundo (Wright e Reeves, 1992).

O estudo de um mesmo sistema composto por comunidades associadas em localidades com diferentes usos da terra, permite avaliar a importância relativa dos processos locais, por exemplo, ao se determinar se o número de espécies em localidades similares é similar, apesar das diferenças ao nível regional. Para isso, é essencial medir padrões de riqueza de espécies numa escala apropriada (Huston, 1999). Portanto, a padronização da área de amostragem associada à escolha de um sistema adequado em diferentes fisionomias da paisagem garante que os efeitos espécie-área sejam controlados, assim como os efeitos de escala, além de permitir a inferência de mecanismos determinantes da riqueza local e avaliar os efeitos da alteração da paisagem sobre a riqueza de espécies.

O objetivo deste capítulo foi investigar o efeito da alteração da paisagem natural sobre a riqueza, composição e estrutura de comunidades de Asteraceae e insetos endófitos associados aos capítulos em cerrados, pastos e eucaliptais do Estado de São Paulo. Mais especificamente, as questões propostas foram:

1) Qual o efeito da alteração da paisagem sobre riqueza e abundância de Asteraceae e insetos associados aos capítulos?

Espera-se que a riqueza das comunidades em cada fisionomia seja influenciada principalmente pela heterogeneidade do habitat, frequência e intensidade de perturbações e particularmente no caso das plantas hospedeiras, por fatores abióticos como a disponibilidade de luz.

2) Há maior similaridade entre comunidades de Asteraceae e endófagos associados entre fisionomias ou entre localidades?

Dentro de uma mesma localidade, as diferenças entre as condições abióticas vão se refletir na composição das comunidades de Asteraceae. Em relação às comunidades de insetos endófagos, haverá maior similaridade entre fisionomias se houver maior proporção de generalistas. Diferentes localidades apresentam diferentes composições da flora de Asteraceae. Quanto menores as distâncias geográficas, maior deve ser a similaridade entre as comunidades de Asteraceae devido aos processos de dispersão e a maior semelhança em condições ambientais. Em relação à similaridade faunística, uma hipótese complementar é que as composições específicas da fauna acompanhem a composição da flora, ou seja, há uma correspondência da similaridade das comunidades de Asteraceae e de insetos endófagos associados.

3) As comunidades de Asteraceae e insetos associados de pastos e eucaliptais são subconjuntos da composição do cerrado ou apresentam conjuntos distintos de espécies?

A hipótese proposta é que o cerrado, por ser a comunidade original na área, possua o elenco total de espécies da paisagem. Outras fisionomias, como o pasto e o eucaliptal, são subconjuntos da composição do cerrado por representarem comunidades depauperadas pela ação antrópica. Há três possibilidades, caso esta primeira expectativa se confirme: (a) eucaliptais são subconjuntos dos pastos, e estes dos cerrados, (b) pastos e eucaliptais podem ser subconjuntos disjuntos do cerrado e (c) pode haver sobreposição parcial das comunidades de pastos e eucaliptais e ambos serem subconjuntos do cerrado. A hipótese primária alternativa é que as diferentes fisionomias, por representarem diferentes condições ambientais, apresentam conjuntos de espécies total ou parcialmente distintos. O cerrado apresenta pelo menos parte de uma comunidade original, enquanto as demais fisionomias,

apresentam diferentes grupos, compostos por espécies invasoras. Algumas das várias composições possíveis destes estão representadas na fig.1.

MATERIAL E MÉTODOS

O sistema de estudo

Como sistema de estudo, as Asteraceae e seus insetos associados oferecem uma série de vantagens (Lewinsohn *et al.*, 1997). Esta família é a maior das plantas superiores, compreendendo 1535 gêneros e 23.000 espécies conhecidas (Bremer, 1994). Possui também ampla distribuição geográfica e ecológica, sendo importante componente de muitas comunidades terrestres. São um grupo cosmopolita, permitindo comparações desde localidades até diferentes continentes e zonas de vida e ainda são taxonomicamente bem estudadas (Lewinsohn *et al.*, 1997).

Várias espécies são invasoras extremamente agressivas, causando prejuízo considerável a culturas e pastagens. Além de muitos estudos visando controle biológico destas plantas, pesquisadores escolheram determinadas Asteraceae e seus insetos associados como sistemas-modelo para estudos experimentais da organização e dinâmica de comunidades como *Senecio*, *Solidago*, *Centaurea*, *Haplopappus*, seus herbívoros e parasitas (Lewinsohn *et al.*, 1997; Lewinsohn e Prado, no prelo).

Os insetos que se alimentam de capítulos oferecem vantagens por serem um grupo taxonomicamente diverso. No sul e sudeste do Brasil, os principais endófagos de capítulos de Asteraceae pertencem à ordem Diptera (Tephritidae, Cecidomyiidae e Agromyzidae) e Lepidoptera (Tortricidae, Pterophoridae, Pyralidae e Gelechiidae) (Prado *et al.*, 2002).

Alguns grupos importantes de insetos de capítulos, como os Tephritidae, são bem estudados (taxonomia, bionomia, ecologia de populações) devido aconterem espécies pragas, terem potencial para biocontrole ou como parte de sistemas intensivamente estudados (Lewinsohn *et al.*, 1997). Os Tephritidae são uma das famílias com maior riqueza entre os predadores de capítulos em regiões temperadas (Zwölfer, 1982, 1988) e no Brasil (Prado *et al.*, 2002) e as análises serão centradas neste grupo.

Vantagens especiais de centrar estudos em insetos endófagos são: a endofagia assegura que insetos realmente estejam associados com a planta, excluindo transeuntes; as comunidades locais são diversas o suficiente para permitir análises estatísticas. Neste caso em particular, a amostragem de campo é restrita aos indivíduos com flores, reduzindo problemas e erros taxonômicos. A amostragem em massa, o transporte e criação são mais eficientes que para outros herbívoros (Lewinsohn *et al.*, 1997).

Estudos com comunidades de insetos associados a compostas no Brasil têm sido desenvolvidos desde 1985 (Lewinsohn 1988, 1991, Prado e Lewinsohn, 1994, Prado e Lewinsohn, 2000, Prado *et al.*, 2002). A base de dados iniciada naquela época foi ampliada e é um dos poucos conjuntos de dados sobre insetos associados a diferentes plantas nativas em região Neotropical, obtido por um padrão consistente de amostragem, o que permite analisar tanto a diversidade das entomofaunas, como o padrão de associação entre determinados grupos.

Áreas de estudo

Os estudos foram realizados em cinco localidades do Estado de São Paulo, nos municípios de Agudos, Assis, Itirapina, Mogi-Guaçu e Águas de Santa Bárbara. Estas

localidades foram selecionadas por serem áreas de prioridade de conservação, pelo *status* de conservação e acesso (Fonseca *et al.*, 2003). Além disso, estão incluídas em um projeto de médio prazo, iniciado em 2000 (projeto temático “Diversidade de espécies e de interações em plantas e insetos fitófagos”, coordenado por Thomas M. Lewinsohn, Programa BIOTA-FAPESP; Fonseca *et al.*, 2003). Em cada localidade, foram estudadas três fisionomias da paisagem: cerrado, eucaliptal e pasto, totalizando 15 sítios de coleta cujas coordenadas encontram-se na Tab. 1.

Os cerrados, os eucaliptais e dois pastos estavam localizados em Estações Ecológicas, Experimentais e Reservas Biológicas (ver detalhes na Tab. 1). Três pastos (Agudos, Itirapina e Mogi-Guaçu) foram amostrados em áreas externas, mas próximas às Estações. Todos os eucaliptais selecionados são talhões antigos e utilizados apenas para retirada de toras. Apenas o de Agudos é cortado em intervalos de sete anos. O pasto de Assis era mantido como área de regeneração dentro da Estação Experimental, com ausência de cabeças de gado. O de Santa Bárbara não era limpo desde 1983, mas ainda era utilizado para pastagem, embora com reduzido número de animais (40 cabeças de gado). Em Mogi-Guaçu e Agudos eram limpos anualmente e os fazendeiros faziam rodízio dos animais entre locais dentro da fazenda, de modo a evitar a sobrecarga das áreas de pastagem. No primeiro, o campo de pastagem era parcialmente alagável na estação chuvosa. Em Itirapina, o pasto era limpo em intervalos de dois anos e o fazendeiro procurava manter arbustos e algumas árvores nativas de cerrado. Estas informações foram obtidas em entrevistas com os fazendeiros.

Procedimento de campo

As coletas foram realizadas nos 15 sítios em um curto intervalo de tempo (de 19/04/01 a 23/05/01) devido ao pico de floração das muitas espécies de Asteraceae neste período e a necessidade de minimizar variações temporais entre as comunidades. A amostragem foi realizada através de 15 (cerrados e pasto de Águas de Santa Bárbara) e 30 transeções (eucaliptais e demais pastos) de 50 X 4 m, numa área total de 300 x 50 m, para minimizar efeitos espécie-área.

Em cada fisionomia foram registradas a presença e abundância de todos os morfotipos de Asteraceae e coletadas exsicatas de cada um. O número de transeções nos cerrados foi determinado por um estudo anterior que se seguiu a uma amostragem piloto sobre estimadores de riqueza nas mesmas áreas do presente trabalho (Fonseca *et al.*, 2003). Para cada espécie de Asteraceae foi registrada a densidade populacional em classe de abundância: (1) rara (ocorreu na área, mas fora das transeções), (2) 1, (3) 2, (4) 3-10, (5) 11-30, (6) 31-100, (7) 101-300 e (8) 300-1000 indivíduos.

A composição, riqueza e abundância de insetos endófagos em cada tipo fisionômico foi estimada a partir de amostras de capítulos para cada espécie de planta hospedeira identificada no campo, coletados por quatro pessoas em uma hora de trabalho (ver Fonseca *et al.*, 2003). A disponibilidade de luz foi medida, indiretamente, através da cobertura do dossel da vegetação no ponto central de cada transeção com auxílio de um densiômetro côncavo

As amostras de capítulos foram mantidas em frascos com tampas teladas e examinados durante oito semanas para retirada de insetos adultos que emergiram. Os frascos foram examinados diariamente nas primeiras semanas e progressivamente menos,

até uma vez por semana ao final deste período. Os insetos emergidos foram anestesiados com um jato de CO₂, retirados e mantidos em geladeira até montagem posterior em alfinetes entomológicos, exceto Cecidomyiidae, que foram fixados diretamente em álcool etílico 70%. Após a conclusão do período de criação, cada amostra de capítulos foi seca em estufa a 70° C por 24 h e em seguida pesada em balança semianalítica.

Métodos de Análise

Análises de riqueza

Os valores de riqueza foram padronizados através de curvas de rarefação (Gotelli e Graves, 1996) da comunidade total de cada localidade para um subconjunto de 15 transeções para os pastos (exceto de Santa Bárbara) e eucaliptais. Esta padronização é necessária para correção do tamanho amostral quando são consideradas amostras de tamanhos diferentes (De Vries *et al.*, 1997).

Algumas variáveis foram transformadas para normalização de suas distribuições. As variáveis peso de capítulos e abundância de Tephritidae foram logaritmizadas (logaritmo natural; acrescentou-se uma unidade à abundância) e o índice de fechamento do dossel transformado segundo a equação:

$$Y = 2 \times \text{ASN} (\text{SQR} (P)),$$

em que ASN = arco-seno, SQR = raiz quadrada e P é a proporção de fechamento do dossel.

As comparações entre as fisionomias foram feitas através de teste de Student (t) ou ANOVA (F) (para comparação de duas ou mais médias, respectivamente) para as riquezas de espécies de Asteraceae e Tephritidae, abundâncias populacionais dos insetos, índices de fechamento de dossel e peso de capítulos (dados normalizados) e teste de Kruskal-Wallis (análise de variância não paramétrica) para abundâncias médias populacionais de espécies de Asteraceae (dado não normalizado). As correlações entre variáveis foram examinadas com o coeficiente de correlação de Pearson (r) para os dados com distribuição normal e de Spearman (rs) para dados não normalizados (abundância média populacional). Correlações entre riqueza de plantas e disponibilidade de luz foram examinadas através do coeficiente de correlação de Spearman (rs).

Análises de similaridade

As similaridades das comunidades de plantas e insetos entre fisionomias e localidades foram investigadas através de análises de agrupamento e de ordenação. Para as análises de agrupamento foram utilizados os coeficientes de distância de Bray-Curtis para os dados de abundância e de Jaccard para os dados de presença e ausência de plantas em cada sítio de coleta. Em todas as análises foi utilizado o método de agrupamento por média de grupo. O coeficiente de distância Bray-Curtis não considera as duplas-ausências e é fortemente influenciado pelas espécies dominantes. As espécies raras acrescentam pouco ao seu valor. O coeficiente de similaridade de Jaccard também exclui as duplas-ausências e é usada para dados binários (Valentin, 2000).

O método de agrupamento por Média de Grupo, também conhecido por “Arithmetic Average Clustering” (UPGMA) (Sneath e Sokal, 1973) é seqüencial aglomerativo e calcula a média aritmética da similaridade (ou da distância) entre o objeto que se quer incluir num grupo e cada objeto deste grupo (Valentin, 2000).

O teste de Mantel foi usado para investigar a congruência entre as matrizes de similaridade entre sítios em função da presença/ausência respectivamente das espécies de plantas e espécies de insetos. O teste de Mantel utiliza a correlação entre duas matrizes de distância $n \times n$, com a hipótese nula de que a relação observada daquela esperada por um rearranjo aleatório de seus elementos. A estatística padronizada de Mantel é designada como r (estatística) e varia de -1 a 1 . Esta estatística é avaliada para significância contra um conjunto de 1000 aleatorizações de Monte Carlo (Sokal e Rohlf, 1995).

A ordenação dos sítios em função das abundâncias das espécies de plantas e insetos foi feita através da Análise de Correspondência (AC). AC é uma técnica que constrói uma variável teórica que explique melhor a distribuição das espécies ao longo de um gradiente, na qual as unidades amostrais e as espécies são ordenadas simultaneamente (ter Braak, 1987). As análises de ordenação foram feitas utilizando-se as matrizes de abundância (classes de abundância) das espécies de plantas por sítio e das abundâncias ($\ln + 1$) das espécies de insetos por sítio, no Programa PcOrd (McCune e Mefford, 1999).

Análises de aninhamento

Para testar a hipótese de que as comunidades de Asteraceae de fisionomias alteradas da paisagem possam ser subconjuntos do cerrado, foi utilizada uma análise de aninhamento.

Subconjuntos aninhados constituem um tipo especial de padrão de distribuição que é observado em matrizes de presença-ausência.

Uma matriz de presença e ausência das espécies de Asteraceae em cada sítio de coleta foi analisada pelo programa “Nestedness Calculator” desenvolvido por Atmar e Patterson em 1995, que maximiza o aninhamento nas unidades amostrais. Um grupo de comunidades de espécies está aninhado quando espécies de biotas menores (localidades com menos espécies) são todas encontradas nas maiores. Numa matriz de presença/ausência em que locais foram arranjados em ordem decrescente de riqueza de espécies e espécies em ordem decrescente do número de ocorrências, as células ocupadas em um conjunto fortemente aninhado preencherão a esquerda superior da matriz, resultando em uma forma triangular (Wright *et al.*, 1998). O mesmo procedimento foi usado para as matrizes de presença/ausência de espécies de Tephritidae por sítio.

Como medida de aninhamento, foi utilizada a métrica proposta por Atmar e Patterson (1993), a temperatura da matriz. Esta métrica mede o “calor biogeográfico” da matriz usando a distribuição de presenças e ausências inesperadas de espécies. A linha hipotética que separa a área ocupada da matriz da desocupada é chamada limite de “extinção” ou “ocorrência”.

A linha limite para uma matriz perfeitamente ordenada não é arbitrária nem dependente de padrões de distribuição específicos. Ao contrário, a linha é especificada pela ordenação e preenchimento da matriz (quantas presenças ela contém). Ausências de espécies acima da linha são definidas como inesperadas, como também o são as presenças abaixo dela (Atmar e Patterson, 1993).

Quando a estocasticidade é baixa (a baixas temperaturas), presenças e ausências inesperadas se agrupam próximas à linha. A estocasticidade estatística é um conceito

estritamente relacionado a calor, informação, ruído, ordem e desordem. À medida que a aleatoriedade do sistema aumenta, as presenças e ausências inesperadas se estendem para dentro da matriz. A temperatura da matriz é uma medida da extensão desta penetração (Atmar e Patterson, 1993).

RESULTADOS

Comparação da riqueza de Asteraceae e de insetos associados entre fisionomias

Foram encontradas 54 espécies de Asteraceae nas três fisionomias (Tab. 2). Destas, 19 eram raras, com menos de três indivíduos. Em dois eucaliptais (Assis e Águas de Santa Bárbara) não foram encontradas espécies de Asteraceae. Os cerrados apresentaram riquezas totais superiores aos pastos e eucaliptais (42, 31 e 5 respectivamente, Tab. s 1 e 2). As riquezas médias de Asteraceae também foram maiores nos cerrados (cerrado: $X = 16,8 \pm 7$ SD; pasto: $X = 8,4 \pm 5,7$ SD; eucaliptal: $X = 2 \pm 1$ SD) e esta diferença foi significativa ($F_{[2,15]} = 11$, $P < 0,01$). Embora a localidade de Santa Bárbara tenha apresentado riquezas superiores às demais localidades no cerrado e no pasto, a contribuição do fator localidade para variação da riqueza não foi significativa quando este foi incluído no modelo ($F_{[4,15]} = 2,6$, $P > 0,05$).

A disponibilidade de luz, medida indiretamente pelo índice de fechamento do dossel, variou significativamente entre as três fisionomias ($F_{[2,15]} = 71,9$; $P < 0,001$), mas não explicou as diferenças de riqueza entre os sítios de coleta ($F_{[14,15]} = 3,0$, $P > 0,05$; Tab. 1; Fig. 2a). Apenas, no cerrado houve uma tendência do decréscimo da riqueza com o aumento do fechamento do dossel ($r_s = -0,87$, $P = 0,05$). A riqueza de Asteraceae variou

positiva e significativamente com o peso de capítulos amostrados, ou seja, com o esforço amostral ($r = 0,91$, $P < 0,001$).

A abundância média populacional e o peso de capítulos das plantas hospedeiras diferiram significativamente entre fisionomias (teste de Kruskal-Wallis = 6,7, $gl = 2$, $P < 0,05$ e $F = 12,16$, $gl = 2$, $P < 0,01$, respectivamente), mas estas diferenças são devidas à baixa abundância populacional nos eucaliptais. A diferença de peso de capítulos amostrados entre pastos e cerrados não foi significativa ($t = 1,5$; $gl = 8$; $P > 0,05$). As variações das abundâncias populacionais e peso de capítulos entre sítios ou dentro de uma mesma fisionomia, não estavam correlacionadas com disponibilidade de luz ($P > 0,05$ em todos os casos, Fig. 2b,c). As maiores abundâncias por espécie ocorreram nos pastos onde, em geral, uma única espécie predominou em toda área (Tab. 2). A maioria das espécies (63%) ocorreu em apenas uma fisionomia (Tab. 2, Fig. 3).

Os insetos endófagos (3063 indivíduos) emergiram de 32 espécies hospedeiras (Tab. 3). Estes pertenciam a três ordens e nove famílias de insetos endófagos: Diptera (Tephritidae, 44% dos indivíduos; Agromyzidae, 3%; Cecidomyiidae, 8% e Chloropidae, 2%), Coleoptera (Apionidae, 40%) e Lepidoptera (Blastobasidae, Pterophoridae, Pyralidae e Tortricidae; 8%) (Fig. 4). A maioria deles emergiu das plantas coletadas nos cerrados (56%). Do pasto e dos eucaliptais emergiram, respectivamente, 40% e 4% dos indivíduos (Tab. 3).

Os Tephritidae, além de estarem presentes em todas as localidades com maiores abundâncias e riquezas totais, ocorreram com maior frequência entre as espécies hospedeiras (63% do total de espécies) pertencentes a cinco tribos (Tab. 2, 3 e 4). Os Lepidoptera, embora apresentassem alta frequência entre as hospedeiras (59%) ocorreram em baixa abundância geral. Por outro lado, os Apionidae, embora numerosos ($n = 1242$),

apresentaram baixa riqueza (cinco espécies) e foram encontrados em amostras de apenas 13 espécies hospedeiras. Os Chloropidae ocorreram em baixa abundância (Tab.3).

As riquezas totais e médias de Tephritidae do cerrado e do pasto não diferiram significativamente e foram superiores às do eucaliptal (riquezas totais: 13, 14 e 4; riquezas médias: $6,6 \pm 2,5$ SD; $5,2 \pm 4$; $1,2 \pm 1,8$ SD, respectivamente; $F_{[2,15]} = 4,4$, $P < 0,05$; Tab. 4). A abundância total de Tephritidae no cerrado foi muito superior ao pasto e eucaliptal, embora as abundâncias populacionais médias não tenham diferido entre as três fisionomias, devido a grande variância dos dados ($F_{[2,15]} = 3,67$, $P = 0,06$; Tab. 4). Do total de 17 espécies de Tephritidae, nove ocorreram em hospedeiras da tribo Eupatorieae, principalmente nas espécies de *Chromolaena* (Tab. 5).

As variações das riquezas e abundâncias de Tephritidae entre sítios estavam correlacionadas significativamente com a riqueza de hospedeiras ($r = 0,7$, $P < 0,01$, Fig. 5a; $r = 0,7$, $P = 0,01$, Fig. 5b; respectivamente) e com o peso de capítulos das amostras de plantas ($r = 0,7$, $P < 0,01$, Fig. 5c; $r = 0,7$, $P < 0,01$, Fig. 5d; respectivamente), mas não com a abundância média populacional de hospedeiras ($r_s = 0,4$, $t = 1,5$, $P > 0,05$, Fig. 5e; $r_s = 0,2$, $t = 0,8$, $P > 0,05$, Fig. 5f; respectivamente). Entretanto, quando os efeitos de riqueza e peso de capítulos de hospedeiras e fisionomia foram analisados conjuntamente, nenhum destes fatores explicou a variação da riqueza de Tephritidae (riqueza hospedeiras: $F_{[1,15]} = 5,46$, $P = 0,09$; peso de capítulos: $F_{[1,15]} = 0,30$, $P > 0,05$ e fisionomias: $F_{[2,15]} = 0,27$, $P > 0,05$).

Para separar os efeitos do tamanho amostral e riqueza de hospedeiras sobre riqueza de Tephritidae, foi feita uma regressão entre esta variável e o peso de capítulos ($r^2 = 0,51$, $n = 15$, $P < 0,01$). O resíduo desta análise representa a variação na riqueza de Tephritidae que não foi explicada pelo tamanho amostral. O efeito da riqueza de hospedeiras e da

fisionomia foi, então, avaliado por uma análise de GLM utilizando-se este resíduo como variável dependente. Foram excluídos os eucaliptais por serem extremamente empobrecidos, e o pasto de Itirapina por apresentar um padrão bem diferenciado em relação aos demais pastos (Fig. 6). Os resultados indicaram que pastos e cerrados apresentam riquezas similares e portanto, que o fator fisionomia não foi importante na determinação da riqueza de Tephritidae ($F_{[1,9]} = 0,028$, $P > 0,05$). Por outro lado, a riqueza de hospedeira teve efeito significativo sobre a variação de riqueza de Tephritidae ($F_{[1,9]} = 8,65$, $P < 0,05$).

Similaridade entre comunidades de Asteraceae

Dentro de cada localidade, as diferenças entre as fisionomias se refletiram na composição das comunidades de Asteraceae, não havendo agrupamento de sítios de uma mesma localidade. Apenas a localidade de Itirapina possuía comunidades de Asteraceae mais similares no pasto e no cerrado (Fig. 7a, b).

Entre localidades, os cerrados apresentaram maior similaridade entre si que pastos e eucaliptais, sendo agrupados tanto na análise com dados de presença e ausência (Fig. 7a) como de abundância de cada espécie hospedeira (Fig. 7b). O cerrado de Assis, entretanto, apresentou diferenças substanciais em composição e estrutura, sendo ligado ao grupo a uma distância maior que os demais cerrados.

O pasto de Itirapina, por outro lado, era extremamente similar aos cerrados, principalmente aos de Mogi-Guaçu e Itirapina. Este pasto possuía espécies presentes em todos os cerrados amostrados e geralmente com abundâncias elevadas, como *C. squalida* e *C. pedunculosa* (Tab. 2). O agrupamento de pastos foi diferente com dados de presença/ausência e de abundância. No primeiro caso, foram agrupados os de Agudos e

Assis e no segundo, Agudos e Mogi-Guaçu, embora este último grupo tenha sido formado a uma distância superior ao grupo dos cerrados (Fig. 7a, b).

A ordenação por análise de correspondência (inércia total = 2,8094, Fig. 8a,b) não mostrou um gradiente claro formado pelas três fisionomias estudadas em relação às comunidades de plantas hospedeiras, mas ressaltou o grupo formado pelos cerrados e a diferenciação do cerrado de Assis. Além disso, o segundo eixo separou mais claramente os pastos dos cerrados o que não foi perceptível pela análise de agrupamento da Fig. 7b.

Os pastos com mais espécies hospedeiras exclusivas (Mogi-Guaçu e Santa Bárbara) estão nas duas extremidades e os cerrados e eucaliptais aglomerados no centro do primeiro eixo, que explicou 20 % da variância dos dados ($\lambda = 0,56$; Fig. 8a,b). O segundo eixo ($\lambda = 0,45$; variância explicada = 16%) dividiu pastos (metade superior do gráfico) e cerrados (metade inferior). Nesta análise, o cerrado de Assis ficou mais próximo dos demais, que no agrupamento. Os eucaliptais estão próximos aos cerrados, por possuírem somente espécies em comum. Esta separação fica mais clara quando a ordenação foi feita sem as espécies que ocorreram em apenas um sítio de coleta, destacadas em negrito na Tab. 2 (Fig. 8c-d). O terceiro eixo apresentou um autovalor (λ) de 0,32, o que explicou 12% da variância dos dados e não foi apresentado aqui. A análise refeita retirando-se as espécies exclusivas de cada sítio de coleta manteve a estrutura geral da análise anterior embora, em relação às espécies de hospedeiras tenha havido um espalhamento dos pontos (Fig. 8c e d).

Similaridade entre comunidades de Tephritidae

As análises da similaridade das comunidades de Tephritidae entre fisionomias e entre localidades produziram diferentes agrupamentos com dados de presença/ausência ou

de abundância de espécies, o que indica diferenças em distribuição de abundâncias das espécies em cada sítio (Fig. 9a,b). A similaridade entre localidades é maior entre comunidades de Tephritidae que de Asteraceae. Além da semelhança entre o cerrado e o pasto de Itirapina (como no agrupamento das comunidades de plantas), o cerrado e o eucaliptal de Agudos também apresentaram comunidades de insetos similares. O agrupamento com dados de presença/ausência formou dois grandes grupos. Um com os cerrados (exceto Agudos) e pastos mais ricos (Itirapina e Santa Bárbara) e outro com demais pastos, eucaliptais e cerrado de Agudos. A análise com dados de abundância apresentou alto encadeamento (42%) significando um agrupamento mais fraco e não acrescentou muita informação. Foram formados dois grupos e apenas um deles correspondeu a um subgrupo da análise de similaridade das plantas (cerrado e pasto de Itirapina e cerrado de Mogi-Guaçu). Entretanto, as similaridades faunística (Tephritidae) e florística (Asteraceae) foram significativamente correlacionadas com as matrizes de presença e ausência ($r = 0,26$, $Z_{\text{observado}} = 72,3$, $Z_{\text{médio simulações}} = 71,6$, $P = 0,04$). O teste de Mantel para as matrizes de abundâncias não foi significativo ($r = 0,26$, $Z_{\text{observado}} = 62,9$, $Z_{\text{médio simulações}} = 61,7$, $P = 0,10$).

A análise de correspondência baseada na abundância de Tephritidae, não detectou qualquer gradiente claro entre fisionomias ou localidades (inércia total = 1,2986; Fig. 10a,b). O primeiro eixo ($\lambda = 0,53$), que explicou 41% da variância dos dados separou apenas o pasto de Santa Bárbara (ver agrupamento) dos demais sítios. Os outros pastos, cerrados e eucaliptais ficaram concentrados do lado esquerdo do eixo. O segundo eixo também não trouxe muita informação ($\lambda = 0,29$; % variância = 22%, Fig. 10b)

Aninhamento de comunidades de Asteraceae e de insetos em diferentes localidades e fisionomias

As comunidades de Asteraceae em floração dos eucaliptais são subconjuntos completos dos cerrados. As comunidades dos pastos, por outro lado, apresentaram 12 espécies exclusivas e são apenas parcialmente subconjuntos dos cerrados (Fig. 11), não correspondendo às representações propostas na fig.1. O aninhamento máximo resultante do rearranjo da matriz de presença e ausência das espécies de Asteraceae apresentou várias presenças inesperadas, mostradas pelas células preenchidas abaixo da linha de isoclina na Fig. 12a. Algumas destas contribuíram substancialmente para aumentar o grau de desordem da matriz, como a presença de *G. pulchra* (nº33) e *C. pungens* (nº10) em cerrados e eucaliptais e ausência das mesmas em alguns pastos (posição intermediária na matriz), a presença de *Pterocaulon* sp2 (nº36) em alguns pastos e sua ausência nos cerrados mais ricos, e a presença de três espécies raras no pasto de Santa Bárbara (*Elephantopus* aff *biflorus* - nº49, *Stevia* sp1 - nº 24 e *Aspilia* sp13 - nº29), ausentes no cerrado mais rico (Santa Bárbara) (ver Tab. 2 e número das espécies na Fig. 12a).

As análises em cada fisionomia mostram que a desordem da matriz é maior entre pastos (Fig. 12c) que entre cerrados (Fig. 12b) e em ambas as temperaturas são menores que na matriz completa (completa: 41,5º; cerrado: 28,7º e pasto: 15,8º). Grande parte das presenças inesperadas (abaixo da isoclina) corresponde a espécies exclusivas, com ocorrência em apenas um cerrado, ou um pasto (Fig. 12b, c; Tab. 2). As espécies que mais contribuíram para a desordem das matrizes dos cerrados e dos pastos estão marcadas com círculos na Fig. 12b,c.

A maioria das espécies de Tephritidae ocorre tanto nos cerrados como nos pastos. Eucaliptais possuem um subgrupo de espécies de ambas fisionomias (Fig. 11b). Estas comunidades apresentaram um alto grau de aninhamento em relação aos sítios de coleta e a maior parte das ocorrências está acima da isoclina, como pode ser visto na Fig. 13 (Temperatura da matriz: 14,11°). Portanto, para este grupo de insetos, comunidades empobrecidas são subconjuntos de comunidades mais ricas. Neste aninhamento, eucaliptais são subconjuntos de cerrados e pastos, mas pastos não são subconjuntos completos de cerrados (Fig. 11).

DISCUSSÃO

Comparação da riqueza de Asteraceae e de insetos associados entre fisionomias

Os cerrados apresentaram riquezas de Asteraceae superiores aos pastos e eucaliptais, com exceção do pasto de Santa Bárbara, cuja riqueza foi superior a cerrados de três localidades. Pastos e eucaliptais correspondem a extremos de um gradiente ambiental, no qual a perturbação varia em frequência e intensidade. As áreas de cerrado encontram-se em níveis intermediários deste gradiente, além de apresentarem maior heterogeneidade de habitats, proporcionando a ocupação por maior número de espécies de Asteraceae. A variação da disponibilidade de luz nos cerrados também é um fator que contribui para maior heterogeneidade, proporcionando o estabelecimento de espécies com diferentes tolerâncias. Fonseca *et al.* (2003) encontraram correlações significativas entre disponibilidade de luz e riqueza de Asteraceae em fragmentos de cerrado e cerradão no Estado de São Paulo. Também neste aspecto, pastos e eucaliptais encontram-se em

extremos de um gradiente, com restrições para a colonização por espécies umbrófilas num extremo e heliófilas em outro.

A diversidade de plantas em pastos não pode ser explicada facilmente apenas pelos regimes de perturbação. Habitats onde a perturbação é mais intensa tendem a ter baixa diversidade porque apenas poucas espécies podem manter populações viáveis em face às altas taxas de mortalidade (Allcock *et al.*, 2002). Pastos em atividade (com presença de gado), de um modo geral, se enquadram neste tipo de habitat, sofrendo perturbações periódicas e intensas devido aos tratamentos de limpeza, às queimadas acidentais e ao impacto do gado. Entretanto, pelo menos um deles (Itirapina) teve riqueza de Asteraceae similar a um cerrado e superior ao pasto de Assis, que estava dentro da Estação Ecológica e abandonado por dez anos. Além disto, sua riqueza de espécies de Tephritidae foi superior a todos os cerrados.

Níveis acentuados de pastejo podem causar extinção local de espécies nativas sensíveis e/ou reduzir abundância e riqueza em pastos nativos (McIntyre *et al.*, 2003). Assim, os pastos passam por regenerações constantes, permanecendo como ambientes em início de estágio sucessional. Mesmo que as comunidades de plantas de alguns pastos possam alcançar alta riqueza, estas são estruturadas com uma ou algumas espécies dominantes, todas predominantemente heliófilas, provavelmente através de recolonização por banco de sementes, dispersão de cerrados próximos ou ainda por rebrota (Durigan *et al.*, 1998).

A história de cada área e a estocasticidade dos processos de colonização provavelmente são responsáveis pela variação da riqueza total de Asteraceae entre os pastos amostrados e pelo grande número de espécies exclusivas. Assim, o pasto, representa, na verdade, um mosaico de diferentes habitats, que são o resultado de respostas a perturbações

múltiplas. O efeito de perturbações sobre a diversidade de espécies é fortemente dependente de escala (Hamer e Hill, 2000). Portanto, os resultados obtidos em escala local, como neste estudo, não devem ser extrapolados para outras escalas. Hamer e Hill (2000) mostraram que em pequenas escalas espaciais existe igual ou maior diversidade em florestas perturbadas comparadas com não perturbadas. Em grandes escalas, entretanto, a diversidade é maior em florestas não perturbadas.

Habitats com pouca perturbação tendem a ter baixa diversidade porque tendem a ser dominados por uma ou poucas espécies abundantes (Allcock *et al.*, 2002). Os eucaliptais se enquadram parcialmente neste tipo de habitat, por não sofrerem retiradas frequentes de toras. Entretanto, o sombreamento representa um alto estresse para espécies heliófilas. As comunidades de Asteraceae nos eucaliptais são empobrecidas, com baixas abundâncias populacionais, e apresentaram baixa riqueza de insetos. Os eucaliptais incluídos neste estudo são utilizados apenas para retirada esporádica de toras. Apesar das grandes clareiras formadas, a disponibilidade de luz é menor que nos pastos e eucaliptais e apenas espécies umbrófilas podem se estabelecer. Mesmo nestas clareiras, a colonização por espécies de Asteraceae não ocorreu. Entretanto, a regeneração de cerrados dentro de eucaliptais já foi observada para espécies arbóreas de outras famílias em Assis, exatamente no mesmo talhão selecionado para este estudo (Durigan *et al.*, 1997).

Embora não tenhamos medidas da serapilheira dos eucaliptais estudados, esta era profunda e dificilmente permitiria o estabelecimento destas plantas. Mesmo o eucaliptal de Assis, com ampla colonização por espécies de cerradão e grandes clareiras, era pobre em Asteraceae. A baixa riqueza de insetos nos eucaliptais pode ser ter sido influenciada também pela textura da vegetação. Herbívoros podem ter dificuldade em localizar plantas hospedeiras, especialmente se são escassas ou escondidas pela proximidade de outras

plantas não hospedeiras (Kareiva, 1983). Além disso, os eucaliptais podem representar resistência para o movimento de insetos da matriz aumentando o isolamento efetivo de fragmentos de cerrado (ver Ricketts, 2001).

A semelhança nos valores de riqueza de espécies de Tephritidae entre pastos e cerrados poderia levar a concluir que a implantação de grandes áreas de pastos no Estado de São Paulo e conseqüente destruição de fragmentos de cerrado não ameaça a diversidade deste grupo de insetos. Entretanto, a análise das abundâncias das comunidades de Tephritidae em pastos, cerrados e eucaliptos indica que provavelmente estas espécies não resistiriam em grandes áreas de pastos, mesmos naqueles com perturbações menos freqüentes como os localizados dentro de Reservas (Santa Bárbara, Assis). O sítio de estudo mais rico, o pasto de Itirapina, também apresentou baixa abundância em relação ao cerrado de mesma localidade. Pastos podem representar “corredores” temporários de dispersão de Asteraceae de fragmentos de cerrado, através dos quais os insetos podem persistir.

Relação da riqueza de insetos com a riqueza de plantas

A correlação entre riqueza de hospedeiras e de insetos é conhecida na literatura de interações inseto-planta (Strong *et al.*, 1984). Entretanto, embora a riqueza local dos Tephritidae tenha variado significativamente com a riqueza local de Asteraceae, as diferenças entre as riquezas de plantas nos pastos e cerrados não determinaram diferenças significativas correspondentes entre as riquezas destes insetos. É interessante notar que não foi o cerrado ou o pasto mais rico em hospedeiras (Santa Bárbara) que mais contribuiu para a riqueza de Tephritidae. Isto ocorreu porque a maioria das espécies e dos indivíduos

emergiu principalmente de apenas cinco espécies de Asteraceae do gênero *Chromolaena*, indicando que composição das comunidades de hospedeiras foi mais importante que sua riqueza total na determinação da riqueza de insetos. Quatro destas eram espécies com alta frequência nos cerrados e alta abundância local.

Um grande número de Tephritidae emergiu de *C. chaseae*, embora a abundância local desta espécie tenha sido inferior a outras cogenéricas. Esta espécie apresenta capítulos relativamente grandes e este pode ser um fator importante na seleção de hospedeiras por Tephritidae (Fenner *et al.*, 2002). Veldtman e McGeoch (2003) sugeriram que há preferência por determinadas plantas com características (toxicidade, grau de lignificação, longevidade, defesas mecânicas) que podem ser manipuladas para beneficiar insetos galhadores (as quais chamaram de super-hospedeiras) como um fator explicativo para a riqueza local destes insetos em savanas sul-africanas. Alta riqueza de insetos fitófagos em uma única espécie no cerrado já foi encontrada para Lepidoptera sobre *Erytroxylum* (Price *et al.* 1995). Portanto, embora exista uma relação positiva entre espécies de plantas e insetos, esta relação não é necessariamente causal. Hawkins e Porter (2003) estudando riqueza de borboletas na Califórnia através de análise de correlação espacial, análise de rota e regressão múltipla, concluíram que riqueza de plantas e de borboletas covariam, mas a relação não é causal e sim co-determinada por variáveis ambientais.

Gonçalves-Alvim e Fernandes (2001), estudando insetos galhadores em quatro fisionomias de cerrado em Minas Gerais, encontraram correlação significativa entre riqueza de insetos endófagos, no caso galhadores, com a riqueza de espécies herbáceas. Por outro lado, encontraram também forte correlação entre espécies de insetos galhadores e algumas propriedades do solo indicando que estas poderiam ser a melhor ferramenta para prever a biodiversidade em cerrados brasileiros.

Similaridade entre comunidades de Asteraceae e de insetos endófagos

As comunidades de Asteraceae de cerrados são mais similares entre si que as de outras fisionomias. O fragmento de cerrado mais diferenciado foi o da Estação Experimental de Assis, onde há predominância da fisionomia cerradão (Durigan *et al.*, 1997). Durigan *et al.* (1999) verificaram que nos últimos anos houve grande alteração da flora neste fragmento de cerrado, devido a menor incidência de luz relacionada ao adensamento da vegetação protegida do fogo. Espécies heliófilas que já foram muito abundantes na área, como muitas espécies de Asteraceae, tornaram-se escassas (Durigan *et al.*, 1999). Em uma análise da composição florística de 98 áreas de cerrado e savana amazônica, feita por Ratter *et al.* (1996), indicou que a vegetação do cerrado mostrou-se extremamente heterogênea em toda sua extensão geográfica, mas os cerrados do Estado de São Paulo, juntamente com os do sul de Minas, formaram um único grupo relativamente mais homogêneo.

Os pastos apresentaram grande dissimilaridade entre si, o que indica alta diversidade β . A grande similaridade do segundo pasto mais rico, o de Itirapina, com cerrados, deve estar relacionada ao tipo de tratamento dado pelo fazendeiro. A limpeza da área era feita a cada dois anos, e parte da vegetação arbustiva e arbórea do cerrado era mantida. Este efeito da manutenção da vegetação nativa sobre a riqueza de insetos herbívoros foi verificado por Perfecto *et al.* (1997) em um plantio tradicional de café, na Costa Rica, em que a diversidade por árvore foi comparável com a de artrópodes em copas de florestas tropicais.

Portanto, o manejo de pastos, por exemplo, pode contribuir para reduzir o efetivo isolamento de populações de insetos de cerrados.

A análise de ordenação sugere os cerrados como centro de dispersão das espécies para eucaliptais e pastos, porém, os pastos da extremidade do eixo sendo colonizados por espécies invasoras. O filtro representado pelas condições abióticas e bióticas nos eucaliptais restringe as espécies hospedeiras que colonizarem estas áreas. Além da baixa disponibilidade de luz, efeitos alelopáticos em eucaliptais já foram encontrados em alguns estudos (Lima, 1996). Entretanto, estes são acentuados apenas em áreas cujos solos são mal drenados e não diferem significativamente dos de outras espécies florestais. Isto leva a crer que efeitos inibidores para o crescimento de outras plantas em eucaliptais devem ocorrer devido à forte competição por água e nutrientes (Lima, 1996).

A estrutura da fisionomia teve menor importância na determinação da composição da fauna que da flora. A similaridade entre comunidades de Tephritidae dos cerrados foi menor que entre as comunidades de Asteraceae. Gonçalves-Alvim e Fernandes (2001) encontraram baixa similaridade de insetos galhadores entre variações fisionômicas do cerrado no Brasil (cerradão, cerrado *sensu stricto*, campo sujo e canga), indicando que a presença de espécies raras de plantas ligadas à alta riqueza de galhadores é freqüente em cerrados brasileiros. Espécies raras também representam uma parte considerável da diversidade de comunidades de florestas úmidas tropicais (Novotný e Basset, 2000). A composição florística foi mais importante na determinação da composição das comunidades de Tephritidae, que tipo da fisionomia, o que foi demonstrado pela congruência das matrizes de similaridade de insetos e plantas em função dos sítios de coleta.

Aninhamento de comunidades de Asteraceae e dos insetos associados em diferentes localidades e fisionomias

A idéia de que as comunidades de Asteraceae em fisionomias de origem antrópica sejam subconjuntos dos cerrados pressupõe que cerrados remanescentes representem uma fonte de espécies as quais, conforme sua capacidade de dispersão, poderão migrar, colonizando áreas dos novos habitats criados pela atividade humana. Além dos cerrados, outras áreas alteradas nas quais algumas espécies possam persistir, são fontes potenciais. Dentro deste contexto, pastos e eucaliptais, as fisionomias selecionadas para este estudo, seriam áreas potenciais para colonização e estabelecimento de novas populações de plantas e insetos. Assim, dependendo do tratamento destas novas áreas, seria possível a recuperação de parte das comunidades nativas do cerrado.

Os resultados mostraram que apenas parte da comunidade de Asteraceae dos pastos era subconjunto das espécies de cerrado. Mesmo os remanescentes de cerrados não apresentam alto grau de aninhamento entre si. Doze espécies foram encontradas apenas nos pastos e isto gerou muito ruído no aninhamento da matriz de plantas por sítio de estudo. Entretanto, todas estas espécies fazem parte da flora do cerrado (Sano e Almeida, 1998), embora não tenham sido encontradas nos fragmentos de cerrado no presente estudo. *Wedelia palusosa*, por exemplo, é muito comum em várzeas úmidas da planície litorânea, e infesta principalmente canais de drenagem, vales, terrenos baldios e lavouras perenes (Lorenzi, 1982), mas ocorre naturalmente em cerrados (Sano e Almeida, 1998). *Praxelis clematidea* ocorre em bordas de estradas e terrenos baldios (Lorenzi, 1982) e também em campos sujos. As espécies do gênero *Pterocaulon* ocorrem naturalmente em cerrados, mas são comuns em áreas ruderais e pastos abandonados devido a sua capacidade de se

desenvolverem em solos pobres, arenosos e ácidos (Kissmann e Groth, 1999). As espécies dos gêneros *Stevia*, *Chromolaena* e *Chrysolena* que ocorreram exclusivamente nos pastos podem ser encontradas em cerrados, embora também não tenham sido encontradas nesta fisionomia neste estudo.

Quanto aos insetos, as comunidades são aninhadas em relação aos sítios de estudo, mas não em relação à fisionomia. Os mecanismos que produzem aninhamento são vários e têm sido discutidos na literatura desde a década passada (Hecnar *et al.*, 2002; Summerville *et al.*, 2002, Cutler, 1998, Lomolino, 1996, Patterson e Brown, 1991; Patterson, 1990; entre outros). As conseqüências desta estrutura na paisagem são mais relevantes no presente estudo que propriamente os mecanismos que a determinam. A alta diversidade β de comunidades de Asteraceae entre cerrados e pastos, foi reforçada pela análise de aninhamento. Entre as comunidades de insetos o alto grau de aninhamento indica uma baixa diversidade β entre sítios, sugerindo predomínio de espécies generalistas neste sistema.

Wright e Reeves (1992) destacam a relevância das análises de aninhamento para conservação, devido a sua relação com a diversidade β . Como o manejo da paisagem deve objetivar não apenas minimizar extinções locais, mas maximizar o total de espécies preservadas, a análise de aninhamento é uma ferramenta útil para decisões de conservação de espécies. Sistemas com baixo grau de aninhamento oferecem oportunidade para a preservação de grande número de espécies em menos área total de reservas. No caso das comunidades de Asteraceae, isto reforça a importância do manejo adequado dos pastos e outras áreas alteradas por ação antrópica. Mesmo que a diversidade β seja alta entre pastos, o intenso impacto dos sistemas de tratamento de pastagem intensiva, não permitem que as

comunidades tenham tempo de se estabelecer, e os insetos menos tempo ainda para colonizarem suas hospedeiras. O resultado deve ser baixa abundância populacional de plantas e insetos com conseqüente diminuição da estabilidade do sistema e aumento da vulnerabilidade às perturbações.

CONCLUSÕES

Os cerrados apresentaram comunidades de Asteraceae mais ricas e mais similares que pastos e eucaliptais, indicando a importância de fatores ambientais na determinação das comunidades nesta fisionomia. Entretanto, os fragmentos de cerrado não apresentaram alto grau de aninhamento, indicando também alta diversidade β entre eles. Estes resultados associados ao grande número de espécies raras (com menos de três indivíduos), indicam o caráter idiossincrático dos fragmentos e a importância da preservação de cada um deles.

Nos pastos, as comunidades eram caracterizadas pela presença de uma espécie dominante e representaram apenas subconjuntos parciais dos cerrados. São, na verdade, um mosaico de diferentes comunidades com predominância de espécies heliófilas e com alta diversidade β , nos quais provavelmente a história de cada área e a estocasticidade nos processos de colonização são responsáveis pela estrutura, composição e riqueza de Asteraceae nesta fisionomia. Os eucaliptais são extremamente empobrecidos e representam uma barreira para a dispersão de espécies de Asteraceae e principalmente para os insetos associados.

A composição da comunidade de plantas foi mais importante para explicar padrão de riqueza de comunidades de Tephritidae que o tipo fisionômico ou a riqueza de

Asteraceae, o que foi indicado pela congruência entre as matrizes de plantas e de insetos em relação aos sítios. Mais precisamente, a presença de determinadas espécies de Asteraceae pareceu ser mais importante na determinação da riqueza de insetos que propriamente a composição total da comunidade de hospedeiras.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- Allcock, K. G. e D. D. Hik. 2002. What determines disturbance-productivity-diversity relationships? The effect of scale, species and environment on richness patterns in an Australian woodland. *Oikos* 102: 173-185.
- Atmar, W. e B. D. Patterson. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae: Cladistics and Classification*. Timber Press, Portland, 752 pp.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- Cornell, H. V. e J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional process, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61:1-12
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cutler, A. H. 1998. Nested patterns of species distribution: processes and implications, pp. 212: 231. *In* McKinney, M. L. e J. A. Drake, eds. *Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa and Communities*. Columbia University Press, New York.

- DeVries, P. J., D. Murray e R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 343-364.
- Durigan, G. e G. A. D. C. Franco, J. A. Pastore e O. T. Aguiar. 1997. Regeneração natural da vegetação de cerrado sob floresta de *Eucalyptus citriodora*. *Ver. Instituto Florestal* 9: 71-85.
- Durigan, G., M. C. Bacic, G. A. D. Franco e M. F. Siqueira. 1999. Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. *Hoehnea* 26: 149-172.
- Durigan, G., W. A. Contieri, G. A. D. C. Francos e M. A. O. Garrido. 1998. Indução do processo de regeneração da vegetação de cerrado em área de pastagem, Assis, SP. *Acta Botanica Brasilica* 12: 421-429.
- Fenner, M., J. E. Cresswill, R. A. Hurtley e T. Baldwin. 2002. Relationship between capitulum size and pre-dispersion seed predation by insect larvae in common Asteraceae. *Oecologia* 130: 72-77.
- Fernández-Juricic, E. 2002. Can human disturbance promote nestedness? A case study with breeding birds in urban habitat fragments. *Oecologia* 131: 269-278.
- Fonseca C. R., P. I. K. Prado, M. Almeida-Neto, U. Kubota e T. M. Lewinsohn. (submetido) Flower-heads and their insects: food web structure along a fertility gradient of cerrado.
- Gibbs, J. P. e E. J. Stanton. 2001. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. *Ecological Applications* 11: 79-85.
- Gonçalves-Alvim, S. J. e G. W. Fernandes. 2001. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 10: 79-98.

- Gotelli, N. J. e G. R. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press., Washington. 368 pp.
- Hamer, K. C. e J. K. Hill. 2000. Scale-dependent effects of habitat disturbance on species richness in tropical forests. *Conservation Biology* 14: 1435-1440.
- Harvey, P. H., R. K. Colwell, J. W. Silvertown e R. M. May. 1983. Null models in ecology. *Annual Review of Ecology Systematics* 14: 189-211.
- Hawkins, B. A. e E. E. Porter. 2003. Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *American Naturalist* 161: 40-49.
- Hecnar, S. J. e R. T. M'Closkey. 1997. Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos* 80: 371-381.
- Hecnar, S. J., G. S. Casper, R. W. Russell, D. R. E Hecnar, J. N. Robinson. 2002. Nested species assemblages of amphibians and reptiles on islands in the Laurentian Great Lakes. *Journal of Biogeography* 29: 475-489.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Huston, M. A. 1999. Local process and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- Johnson, M. P., N. J., Frost, M. W. J Mosley, M. F. Roberts e S. J. Hawkins. 2003. The area-independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. *Ecology Letters* 6: 126-132.
- Kareiva, P. 1983. Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. *In* Denno, R. F. e M. S. McClure, Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, New York.

- Kissmann, K. G. e D. G. Groth. 1999. Plantas infestantes e nocivas. Tomo II – 2 ed. BASF, São Paulo. 978p.
- Lewinsohn, T. M. 1988. Composição e Tamanho de Faunas Associadas a Capítulos de Compostas. Campinas, S.P. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Lewinsohn, T. M. 1991. Insects in flower heads of Asteraceae in southeast Brazil; a tropical case study on species richness, pp. 525-560. *In* Price, P.W., T.M Lewinsohn, G.W. Fernandes e W.W. Benson, eds. Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. Wiley/Interscience, New York.
- Lewinsohn, T. M. e P. I. K. L. Prado, no prelo. Padrões de associação de insetos fitófagos com Compostas (Asteraceae) na Serra do Cipó. *In* Fernandes, G.W. ed. Serra do Cipó: Ecologia e Evolução. Belo Horizonte.
- Lewinsohn, T. M., P. I. K. L. Prado, V. N., Solferini, J. R, Trigo, A. M. Almeida, A.P. Dornelles, M.A.B. Lopes, A.C.C. Macedo e B.D. Buys. 1997. How feasible is a full-fledged model system for communities? Charting associations of Brazilian Asteraceae and their flowerhead feeders, pp. 31-35. *In* Bentley, B., S.M Louda. e R. Root, eds. The Role of Model Systems in Ecological and Evolutionary Research (10 th Annual Colloquium) Bodega Marine Laboratory, Bodega Bay, California.
- Lima, W. P. 1996. Impacto ambiental do eucalipto. Edusp, São Paulo. 301 pp.
- Lomolino, M. V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? *Journal of Biogeography* 23: 699-703.
- Mackey, R. L. e D. J. Currie. 2000. A re-examination of the expected effects of disturbance on diversity. *Oikos* 88: 483-493.

- Magurran, A. E. 1988. Ecological Diversity and its Measurement. Cambridge University Press, Cambridge. 179p.
- McCune B., M. J. Mefford. 1999. Multivariate analysis of ecological data. Version 4.10 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- McIntyre, S., K. M Heard e T. G. Martin. 2003. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? Journal of Applied Ecology 40: 445-457.
- Novotný, V. e Y. Basset. 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. Oikos 89: 564-572.
- Patterson, B. D. e W. Atmar. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. Biological Journal of Linnean Society 28: 65-82.
- Patterson, B. D. e J. H. Brown. 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. Journal of Biogeography 18: 395-402.
- Patterson, B. D. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. Oikos 59: 330-342.
- Perfecto, I., J. Vandermeer, P. Hanson e V. Carin. 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. Biodiversity and Conservation 6: 935-945.
- Prado, P. I. K.L. e T. M. Lewinsohn. 1994. Genus *Tomoplagia* (Díptera: Tephritidae) in the Serra do Cipó, MG, Brazil: host ranges and notes of taxonomic interest. Revista Brasileira de Entomologia 38: 680-699.
- Prado, P. I. K.L. e T. M. Lewinsohn. 2000. Associações inseto-planta no nível local e regional: Tephritidae e Vernonieae na Serra do Espinhaço, pp.405-422. In Martins,

- R.P., T. M. Lewinsohn e M.S. Barbeitos, eds. *Ecologia e Comportamento de Insetos*. (Série Oecologia Brasiliensis vol VIII). PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.
- Prado, P. I., T. M. Lewinsohn, A. M. Almeida, A.L. Norrbom, B. D. Buys, A. C. Macedo, e M. B. Lopes. 2002. The fauna of tephritidae (Diptera) from capitula of Asteraceae in Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104: 1007-1028.
- Price, P. W., I. R. Diniz, H. C Morais e E. S. A. Marques. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica* 27: 468-478.
- Ratter, J. A., S. Bridgewater, R. Atkinson e J. F. Ribeiro. 1996. Analysis of the floristic composition of the brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburg Journal of Botany* 53: 153-180.
- Ricketts, T. H. 2001. The matrix matters: effective isolation of fragmented landscapes. *American Naturalist* 158: 87-99.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171
- Sano, S.M. e S. P. Almeida. 1998. *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa, Distrito Federal. 556p.
- Schluter, D e R.E . Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem, p. 1-10. *In* Ricklefs, R.E. e D. Schluter, eds *Species Diversity in Ecological Communities; Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Sneath, P. H. A. e R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- Sokal, R. R. e F. J. Rohlf. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York, 887 pp.

- Stewart, A. J. A., E. A. John e M. J. Hutchings 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment, pp. 1-8. *In* Hutchings, M. J., E. A. John e A.J.A. Stewart, eds. *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. Blackwell, Oxford.
- Strong, D.R., J. H. Lawton e R. Southwood. 1984. *Insect on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell, Oxford. 313 pp.
- Summerville, K. S. e T. O. Crist. 2002. Does variation in patch use among butterfly species contribute to nestedness at fine spatial scales? *Oikos* 97:195-204.
- ter Braak. 1997. Ordination, pp. 91-173. *In* Jongman, R. H. G. , C. J. F. ter Braak, e O. F. R. Tongeren, eds.. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thompson, J.N. 1997. Conserving interaction biodiversity, pp. 285-293. *In*: Pickett, S. T. A., R. S Ostfeld, G. E. Shachak e Likens, eds. *The ecological basis of conservation: heterogeneity, ecosystems, and biodiversity*. Chapman and Hall, New York.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:171-197.
- Valentin, J. L. 2000. *Ecologia Numérica*. Interciência, Rio de Janeiro. 117 pp.
- Veldtman, R. e M. A. McGeoch. 2003. Gall-forming insect species richness along a non-scleromorphic vegetation rainfall gradient in South Africa: the importance of plant community composition. *Austral Ecology* 28: 1-13.
- Wagner, H. H. e P. J. Edwards. 2001. Quantifying habitat specificity to assess the contribution of a patch to species richness at a landscape scale. *Landscape Ecology* 16: 121-131.

- Whittaker, R.H. 1972. Evolution of species diversity in land communities. *Taxon* 21:213-251
- Whittaker, R.H. 1998. *Island Biogeography. Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Wiens, J.A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches, pp. 9-32. *In* Hutchings, M.J., E. A. John e A.J.A. Stewart, eds. *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. Blackwell, Oxford.
- Wright, D. H, Patterson, B. D, Mikkelsen, G. M., Cutler, A. e Atmar, W. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113: 1-20.
- Wright, D. H. e J. H. Reeves. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* 92: 416-428.
- Zwölfer, H. 1982. Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. CEC/IOBC Symposium, Athens, Nov. 1982.
- _____. 1988. Species richness, species packing, and evolution in insect-plant systems, pp. 301-319. *In* Shluze E. d. and H. Zwölfer, eds. *Potentials and Limitations of Ecosystems Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.

Tabela 1. Fisionomia, Localização (município e coordenadas), índice de fechamento de dossel, riqueza de Asteraceae (S hosp) e de espécies de Tephritidae (S tef) em cada sítio amostrado no Estado de São Paulo em abril e maio de 2001.

Fisionomia	Localidade	Município	data	coordenadas	dossel	S hosp	S tef
cerrado	Reserva Ambiental da Fábrica da Brahma	Agudos	17/05	22°28'27 S 48°53'52 W	67	10	3
cerrado	Estação Ecológica de Assis	Assis	23/05	22°35'59 S 50°22'12 W	56	12	5
cerrado	Estação Experimental de Itirapina	Itirapina	03/05	22°15'44 S 47°48'34 W	23	19	9
cerrado	Reserva Biológica de Mogi-Guaçu	Mogi Guaçu	26/04	22°14'21 S 47°51'43 W	56	15	8
cerrado	Estação Ecológica de Santa Bárbara	Santa Bárbara	18/04	23°05'30 S 49°13'37 W	37	28	8
eucaliptal	Reserva Ambiental da Fábrica da Brahma	Agudos	16/05	22°26'46 S 48°59'14 W	89	3 (2)*	4
eucaliptal	Estação Ecológica de Assis	Assis	23/05	22°35'56 S 50°22'11 W	57	0	0
eucaliptal	Estação Experimental de Itirapina	Itirapina	04/05	22°13'10 S 47°51'03 W	66	3 (1)*	2
eucaliptal	Estação Experimental de Mogi Guaçu	Mogi Guaçu	27/04	22°17'25 S 47°08'31 W	68	2	0
eucaliptal	Estação Ecológica de Santa Bárbara	Santa Bárbara	19/04	22°39'25 S 49°14'04 W	74	0	0
pasto	próximo à Reserva	Agudos	16/05	22°28'34 S 48°54'49 W	1	5 (4)*	1
pasto	Estação Ecológica de Assis	Assis	24/05	22°36'04 S 50°24'13 W	0	9 (7)*	3
pasto	próximo à Reserva	Itirapina	04/05	22°16'50 S 47°49'19 W	0	14 (9)*	11
pasto	próximo à Reserva	Mogi Guaçu	27/04	22°17'26 S 47°08'31 W	0	6 (4)*	3
pasto	Estação Ecológica de Águas de Santa Bárbara	Santa Bárbara	19/04	22°39'25 S 49°14'04 W	0	18	8

* valores de riqueza de Asteraceae padronizados por rarefação para tamanho equivalente às demais amostras (15 transeções).

Tabela 2. Listagem das 54 morfoespécies de Asteraceae registradas nos 15 locais de estudo de cerrados, pastos e eucaliptais do Estado de São Paulo. Os números correspondem às classes de abundância das morfoespécies em cada localidade: 1) rara, 2) 1, 3) 2, 4) 3-10, 5) 11-30, 6) 31-100, 7) 101-300, 8) 300-1000 indivíduos. Os quadrados representam amostras com presença de insetos, e em cinza, especificamente de Tephritidae. Tribos: A: Astereae; E: Eupatorieae; G: Gnaphalieae; H: Helenieae; He: Heliantheae; M: Mutisieae; P: Plucheeae; S: Senecioneae; V: Vernoniaceae. Espécies em negrito ocorreram em apenas um sítio.

Tribos (código)	Hospedeira	cerrado					pasto					eucaliptal			Frequência/sítios (%)	Riqueza Tephritidae	Abund. Tephritidae
		Santa Bárbara	Itirapina	Mogi-Guaçu	Assis	Agudos	Santa Bárbara	Itirapina	Assis	Mogi-Guaçu	Agudos	Agudos	Itirapina	Mogi-Guaçu			
1A	<i>Bidens</i> cf. <i>gordwani</i>	4	5				2		4						31	1	28
2A	<i>Baccharis dracunculifolia</i>	5		5		3									23		
3A	<i>Baccharis</i> sp. 1	5					7								15	1	3
4A	<i>Conyza canadensis</i>	2					3								15		
5A	<i>Baccharis</i> aff. <i>dracunculifolia</i>	4													8		
6E	<i>Chromolaena squalida</i>	6	6	5	6	5	8	5				4			62	8	254
7E	<i>Chromolaena odorata</i>	6	5	7		3		4	5	2					54	8	197
8E	<i>Chromolaena pedunculosa</i>	6	6	6	2	6		8			1				54	8	347
9E	<i>Mikania</i> aff. <i>cordifolia</i>	3	6	4			4	4			4				46	1	1
10E	<i>Chromolaena pungens</i>	5	7		6							4	3		38	6	293
11E	<i>Chromolaena chuseae</i>	4	1	4											23	3	137
12E	<i>Chromolaena</i> aff. <i>pedunculosa</i>				2	4									15		
13E	<i>Praxelis clematidea</i>							1	2						15		
14E	<i>Koanophyllum</i> sp. 1	4					2								15		
15E	<i>Chromolaena</i> aff. <i>squalida</i>			2											8		
16E	<i>Chromolaena ascendens</i>						5								8		
17E	<i>Chromolaena laevigata</i>			2											8	3	12
18E	<i>Chromolaena</i> sp. 1						5								8	1	1
19E	<i>Eupatorieae</i> sp. 1				3										8	2	6
20E	<i>Graziella</i> sp. 2	4													8	2	2
21E	<i>Graziella</i> sp. 3				2										8		
22E	<i>Koanophyllum</i> sp. 2		3												8		
23E	<i>Stevia</i> aff. <i>commixta</i>	3													8		
24E	<i>Stevia</i> sp. 1						5								8		
25G	<i>Achyrocline saureoides</i>	2	5	2	2	4	4	2							54		
26G	<i>Achyrocline</i> sp. 1	2					5								15		
27H	<i>Porophyllum</i> sp. 2	2													8		
28He	<i>Viguiera robusta</i>	5		2											15		
29He	<i>Aspilia</i> sp. 13						2								8		
30He	<i>Calcea verticillata</i>	1													8		
31He	<i>Heliantheae</i> sp. 1					4									8		
32He	<i>Wedelia paludosa</i>								2						8		
33M	<i>Gochnatia pulchra</i>	6	4	5		4		5			2	5			54	1	3
34M	<i>Gochnatia barrosii</i>			1											8	1	1
35P	<i>Pterocaulon</i> cf. <i>alopecuroides</i>		4				4	4							23	1	12
36P	<i>Pterocaulon</i> sp. 2							1	2		5				23		
37P	<i>Pterocaulon</i> sp. 3							2		1					15		
38S	<i>Emilia sonchifolia</i>	4	1				2								23		
39S	<i>Erechtites</i> sp. 1		2												8		
40V	<i>Orthopappus angustifolius</i>	3	4	4		2	2	6	6	5	4				69	1	10
41V	<i>Vernoniaanthura membranacea</i>	2	4	5	2			4	4		6		1	2	69		
42V	<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	5	3	4	2			1					3		46	2	31
43V	<i>Elephantopus mollis</i>				1			5	6	5					31	1	4
44V	<i>Lepidaploea salzmannii</i>	7			5	7			8						31		
45V	<i>Lessingianthus bardanoides</i>		2				5								15	1	1
46V	<i>Stenocephalum</i> sp.	1			4										15		
47V	<i>Chrysolaena platensis</i>						2								8		
48V	<i>Elephantopus</i> sp. 3														8		
49V	<i>Elephantopus</i> aff. <i>biflorus</i>		1												8		
50V	<i>Lepidaploea</i> sp. 3						4								8		
51V	<i>Lessingianthus bardanoides</i>	1						4							8		
52V	<i>Lessingianthus</i> sp. 6									2					8		
53V	<i>Silpnopappus</i> sp. 1		4												8	1	3
54V	<i>Vernoniaceae</i> sp. 2	1													8		
Riqueza Hospedeiras		28	19	15	12	10	18	14	9	6	5	3	3	2			
Riqueza Tephritidae		8	9	8	5	3	8	11	3	3	1	4	2	0		17	
Abundância Tephritidae		29	500	386	84	14	58	150	7	22	1	22	73	0			1346

Tabela 3. Número de indivíduos de cada família de insetos endófagos emergidos de amostras coletadas em cerrado, pasto e eucaliptal de cinco localidades do Estado de São Paulo.

Fisionomia	Localidade	Tephritidae	Cecidomyiidae	Agromyzidae	Chloropidae	Apionidae	Pterophoridae	Gelechiidae	Pyralidae	Tortricidae	Blastobasidae	Total Global
cerrado	Itirapina	500	24	18		211	3	4		2	1	763
	Mogi-Guaçu	386	68	14		198	15	1	2	1		685
	Santa Bárbara	29	45	20	21	13	6		5	3		142
	Assis	84	1	1	33	1		1		4	1	126
	Agudos	14				1						15
	<i>subtotal</i>	<i>1013</i>	<i>138</i>	<i>53</i>	<i>54</i>	<i>424</i>	<i>24</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>10</i>	<i>2</i>	<i>1731</i>
eucaliptal	Itirapina	73	10			1	1	8	5			98
	Agudos	22										22
	Mogi-Guaçu						1					1
	<i>subtotal</i>	<i>95</i>	<i>10</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>8</i>	<i>5</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>121</i>
pasto	Agudos	1	62			639	1		1			704
	Itirapina	150	14			92		3	4			263
	Santa Bárbara	58	3	19		82	4	1	1	1		169
	Assis	7	20	6		3	1	4	4			45
	Mogi-Guaçu	22	2			1		5				30
	<i>subtotal</i>	<i>238</i>	<i>101</i>	<i>25</i>	<i>0</i>	<i>817</i>	<i>6</i>	<i>13</i>	<i>10</i>	<i>1</i>	<i>0</i>	<i>1211</i>
Total Global		1346	249	78	54	1242	32	27	22	11	2	3063
Incidência em localidades		12	10	6	2	11	8	8	7	5	2	13
Riqueza		17	—	1	—	5	2	2	1	1	2	31*

*Valor de riqueza excluindo Cecidomyiidae e Chloropidae

Tabela 4. Número de indivíduos de cada espécie de Tephritidae emergidos de amostras de espécies de Asteraceae coletadas em três fisionomias e cinco localidades do Estado de São Paulo.

abreviatura	espécies	cerrado - Itirapina	cerrado - Mogi-Guaçu	cerrado - Santa Bárbara	cerrado - Assis	cerrado - Agudos	pasto - Itirapina	pasto - Santa Bárbara	pasto - Mogi-Guaçu	pasto - Assis	pasto - Agudos	eucaliptal - Agudos	eucaliptal - Itirapina	Total
Xc	<i>Xanthaciura chrysura</i>	95	152	15	51	8	28		14	2	1	4	39	409
Xsp	<i>Xanthaciura</i> sp.	247	183	1	27	5	98		3			13	34	611
Cc	<i>Cecidochara connexa</i>	16		4	4	1	10	5		3		1		44
Np	<i>Neomyopites paulensis</i>	3	3	1	1		2	1						11
Tru	<i>Trupanea</i> sp. 1	8	1	1			3	14						27
Te	<i>Tetreuaresta</i> sp. 1			1			1	5	5	2				14
Cf	<i>Cecidochara fluminensis</i>		16	5	1		1							23
Xb	<i>Xanthaciura biocellata</i>	7	1				3	1						12
CE	<i>Cecidochara</i> sp. E	119					2					4		125
Tol	<i>Tomoplagia</i> sp. 1		29	1										30
Tot	<i>Tomoplagia trivittata</i>	2					1							3
Xi	<i>Xanthaciura insecta</i>							28						28
D2	<i>Dictyotrypeta</i> sp. 2	3												3
Try	<i>Trypanaresta</i> sp.							3						3
Ca	<i>Caenoriata</i>		1											1
Toa	<i>Tomoplagia</i> cf. <i>achromoptera</i>							1						1
Xm	<i>Xanthaciura mallochi</i>						1							1
Total		500	386	29	84	14	150	58	22	7	1	22	73	1346
Riqueza		9	8	8	5	3	11	8	3	3	1	4	2	17
Riqueza total		13					14					4		17

Tabela 5. Número de indivíduos de cada espécie de Tephritidae emergidos das espécies de Asteraceae coletadas em três fisionomias e cinco localidades do Estado de São Paulo. Tribos: A: Astereae; E: Eupatorieae; G: Gnaphalieae; H: Helenieae; He: Heliantheae; M: Mutisieae; P: Plucheeae; S: Senecioneae; V: Vernonieae.

Tribo - código	Hospedeira	<i>Xanthaciara chrysura</i> (Xc)	<i>Xanthaciara titrapinensis</i> (Xi)	<i>Trapania</i> sp. 1 (Tru)	<i>Cecidochares</i> sp. E (CE)	<i>Cecidochares connexa</i> (Cc)	<i>Xanthaciara biocellata</i> (Xb)	<i>Neomyopiles padensis</i> (Np)	<i>Cecidochares fluminensis</i> (Cf)	<i>Tetraulaxia</i> sp. 1 (Te)	<i>Tomoplagia</i> sp. 1 (To1)	<i>Dictyotrypeta</i> sp. 2 (D2)	<i>Tomoplagia trivittata</i> (Tot)	<i>Caenorhiza</i> (Ca)	<i>Tomoplagia</i> cf. <i>achromoptera</i> (Toa)	<i>Xanthaciara mallochii</i> (Xm)	<i>Xanthaciara insecta</i> (Xi)	<i>Trypanarecta</i> sp. (Try)	Total Global	Riqueza
1A	<i>Bidens</i> cf. <i>gardneri</i>																	28	28	1
3A	<i>Baccharis</i> sp. 1																	3	3	1
8E	<i>Chromolaena pedunculosa</i>	90	198	3	20	17	5	6	8										347	8
6E	<i>Chromolaena squalida</i>	89	110	1	34	12	3	3	2										254	8
7E	<i>Chromolaena odorata</i>	65	102	9	2	3	2		13							1			197	8
10E	<i>Chromolaena pungens</i>	116	112		50	12	2	1											293	6
11E	<i>Chromolaena chuseae</i>	40	78		19														137	3
17E	<i>Chromolaena laevigata</i>	2	9					1											12	3
19E	<i>Eupatorieae</i> sp. 1	4	2																6	2
20E	<i>Grazielia</i> sp. 2	1		1															2	2
18E	<i>Chromolaena</i> sp. 1			1															1	1
9E	<i>Mikania</i> aff. <i>cordifolia</i>	1																	1	1
33M	<i>Gochmatia pulchra</i>												3						3	1
34M	<i>Gochmatia barrosii</i>	1																	1	1
35P	<i>Pterocaulon</i> cf. <i>alopeuroides</i>			12															12	1
42V	<i>Piptocarpha rotundifolia</i>										30			1					31	2
40V	<i>Orthopappus angustifolius</i>								10										10	1
43V	<i>Elephantopus mollis</i>								4										4	1
53V	<i>Stilpnopappus</i> sp. 1											3							3	1
45V	<i>Lessingianthus bardanoides</i>														1				1	1
Total Global		409	611	27	125	44	12	11	23	14	30	3	3	1	1	1	28	3	1346	17
Incidência		10	7	6	5	4	4	4	3	2	1	1	1	1	1	1	0	0	18	

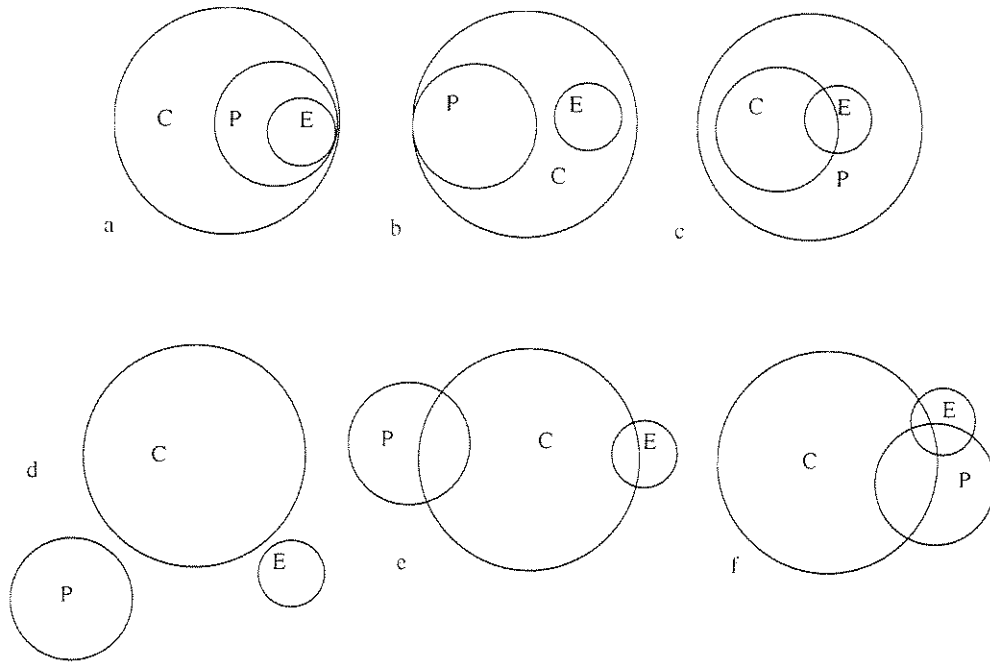


Figura 1. Hipótese 1. Comunidades de Asteraceae de pastos e eucaliptais são subconjuntos das comunidades do cerrado. Algumas representações possíveis: a) eucaliptais são subconjuntos dos pastos, que por sua vez, são subconjuntos dos cerrados (aninhamento completo), b) pastos e eucaliptais são subconjuntos disjuntos do cerrado, c) há sobreposição parcial das comunidades de Asteraceae dos pastos e eucaliptais (aninhamento parcial). Hipótese 2. Comunidades de Asteraceae de pastos e eucaliptais são conjuntos total ou parcialmente distintos das comunidades dos cerrados. Algumas representações possíveis (d-f).

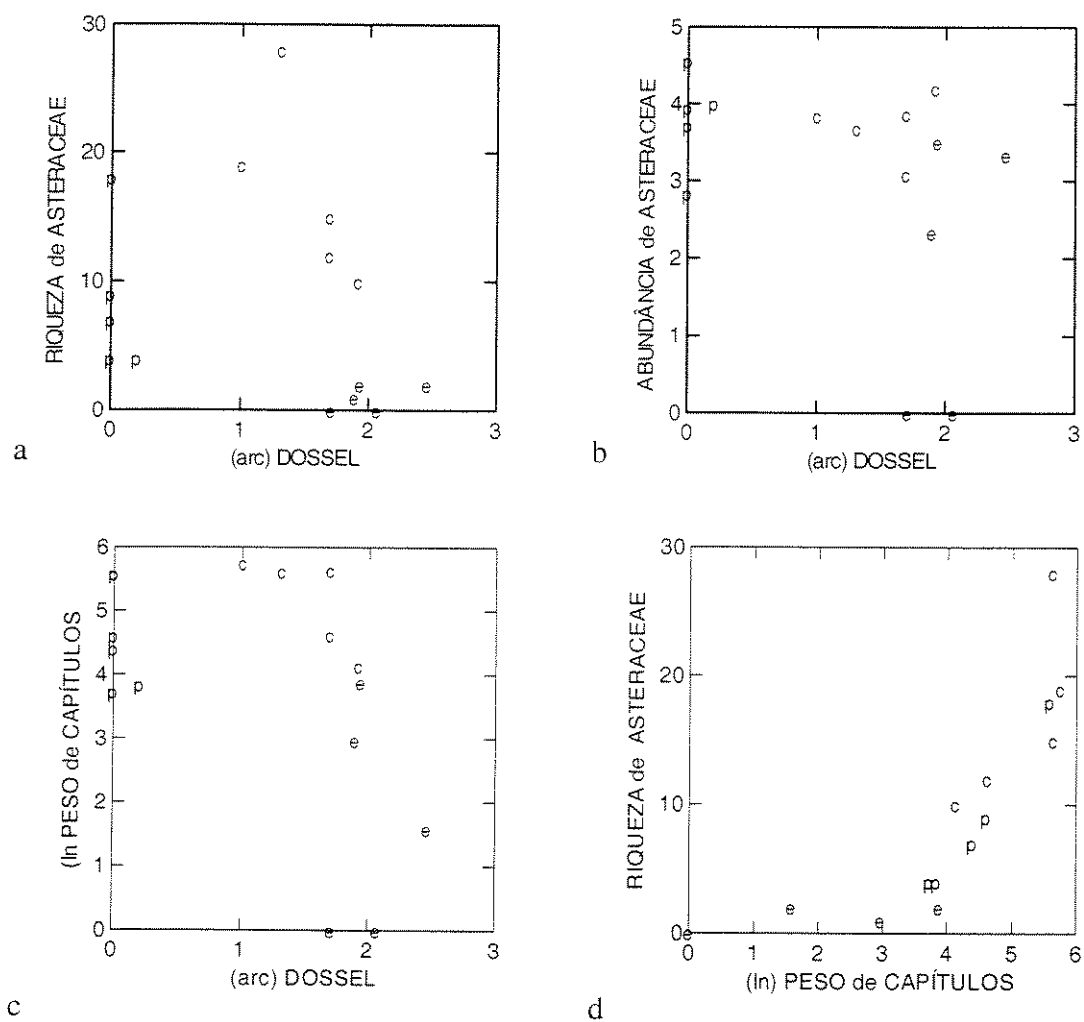


Figura 2. Relação entre fechamento de dossel e riqueza (a), abundância populacional média (b) e peso de capítulos de Asteraceae (c) e relação entre riqueza e peso de capítulos amostrados nos pastos (p), cerrados (c) e eucaliptais (e) no Estado de São Paulo. Fechamento de dossel transformado por arco seno: 0 mais aberto; 3 mais fechado.

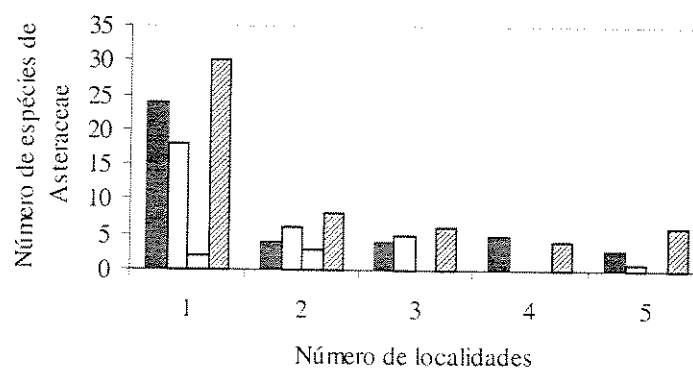


Figura 3. Distribuição de prevalência das 54 espécies de Asteraceae em floração e/ou frutificação nas fisionomias e localidades estudadas no Estado de São Paulo. (cerrado: preto, pasto: branco, eucalipto: cinza, total: hachurado)

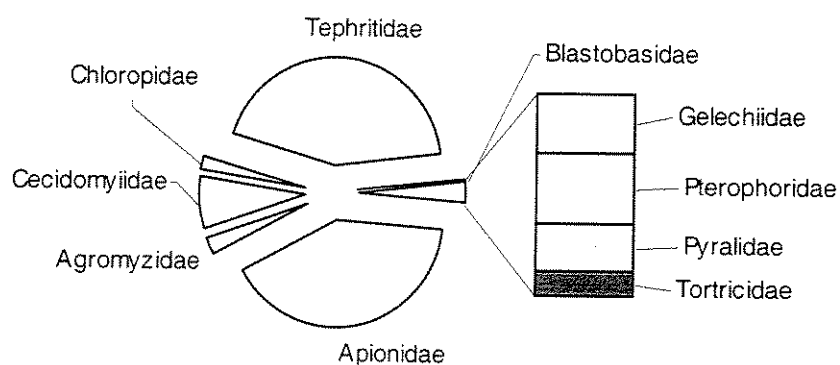


Figura 4. Proporção de indivíduos de cada família de insetos endófagos, emergidos das Asteraceae coletadas em 13 localidades.

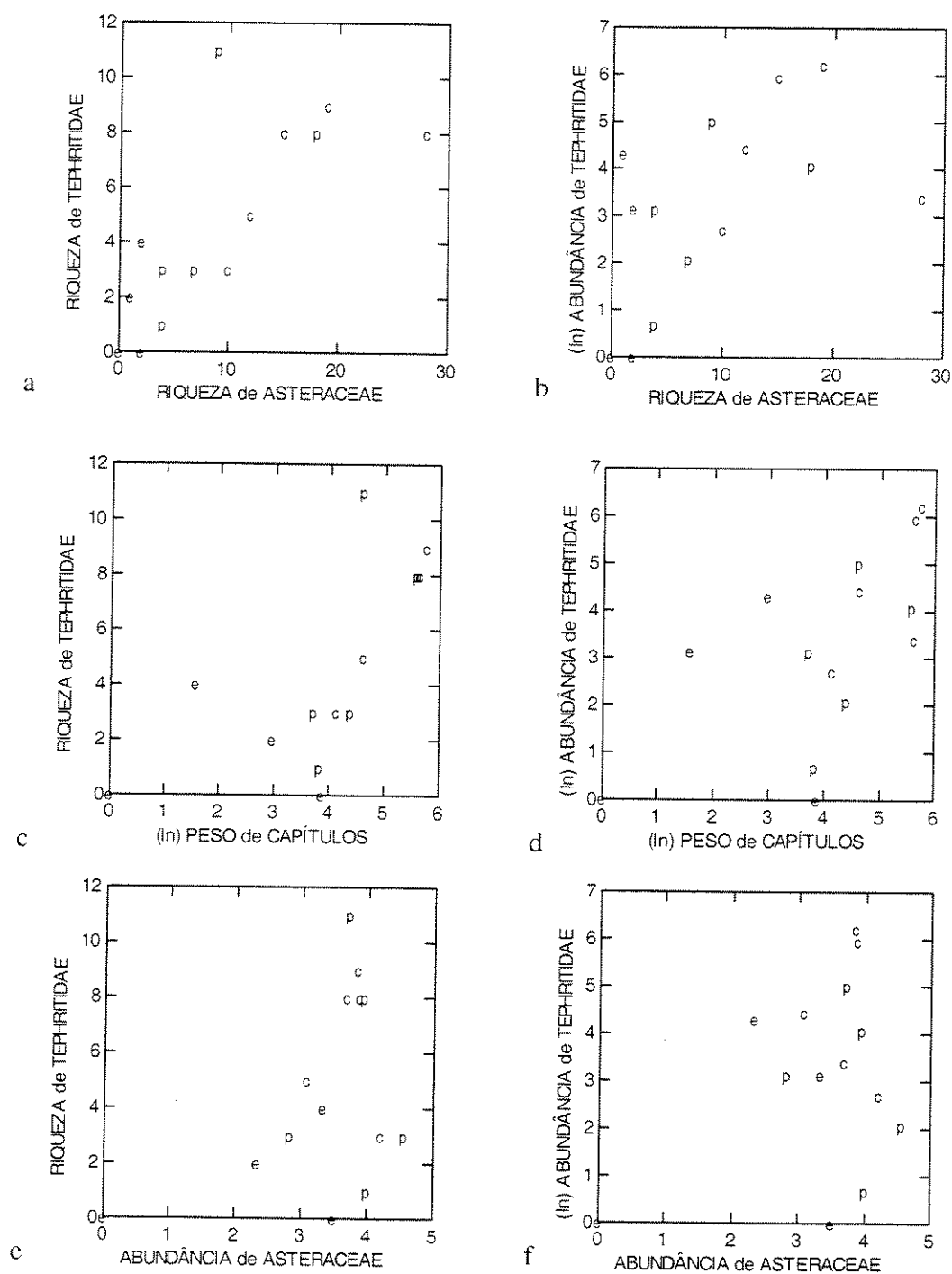


Figura 5. Relação da riqueza e abundância de Tephritidae com: riqueza de Asteraceae (a, b), peso de capítulos (c,d) e abundância média de Asteraceae (e,f) nas fisionomias pasto (p), cerrado (c) e eucaliptal (e) em cinco localidades do Estado de São Paulo.

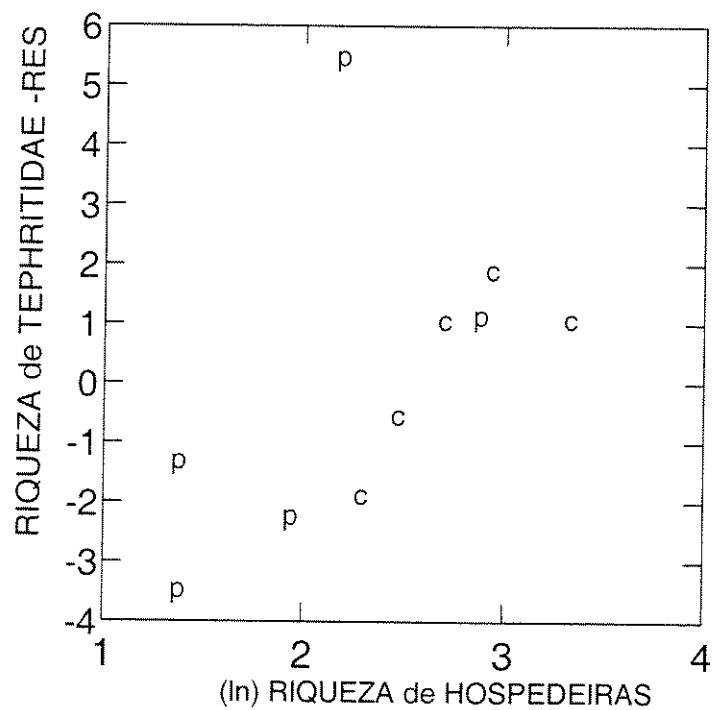


Figura 6. Relação da riqueza de Tephritidae - res (resíduo da regressão entre riqueza de Tephritidae e (ln) peso de capítulos das hospedeiras) e riqueza de hospedeiras nas fisionomias pasto (p) e cerrado (c) em cinco localidades do Estado de São Paulo. O pasto na parte superior da figura localiza-se em Itirapina

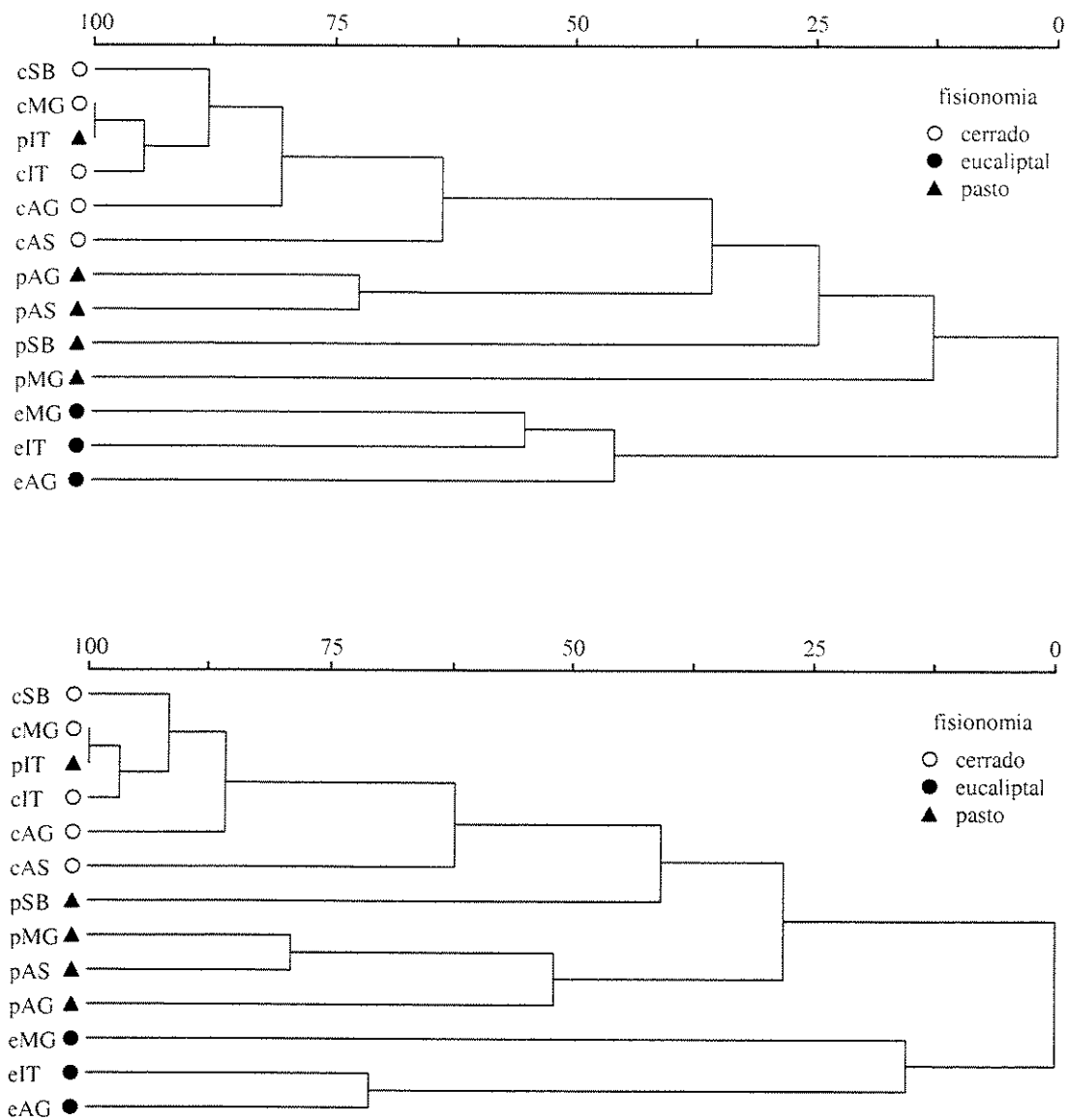


Figura 7. Análise de agrupamento de 13 sítios de estudo em relação à (a) ausência e presença (Jaccard, Média de grupo) e (b) abundância relativa das espécies de Asteraceae (Bray-Curtis, Média de grupo). Legenda das localidades: AG: Agudos, AS: Assis, IT: Itirapina, MG: Mogi-Guaçu, SB: Santa Bárbara.

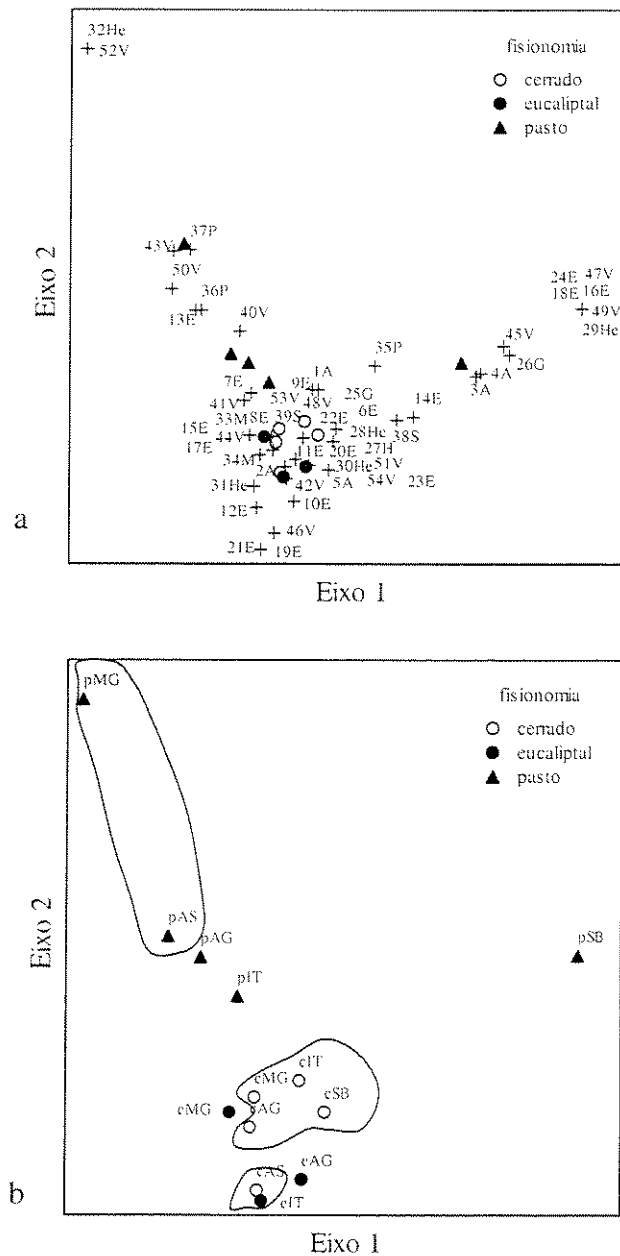


Figura 8. Análise de correspondência de treze sítios de estudo (em cinco localidades e três fisionomias) em relação à abundância relativa das espécies (a) localidades; (b) espécies (c) localidades (sem espécies exclusivas) e (d) espécies (sem espécies exclusivas) . Legenda das plantas: ver tabela 4. Legenda das localidades: AG: Agudos, AS: Assis, IT: Itirapina, MG: Mogi-Guaçu, SB: Santa Bárbara, c: cerrado, e: eucaliptal e p: pasto. Estão destacados os grupos da análise de agrupamento.

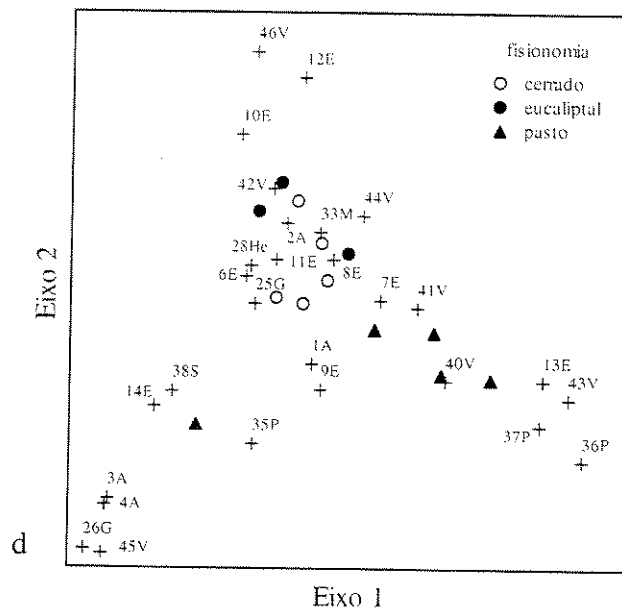
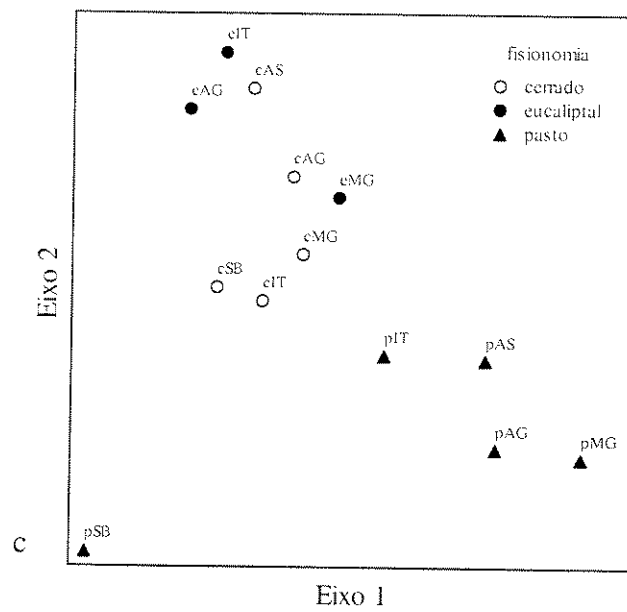


Figura 8. continuação (legenda na página anterior)

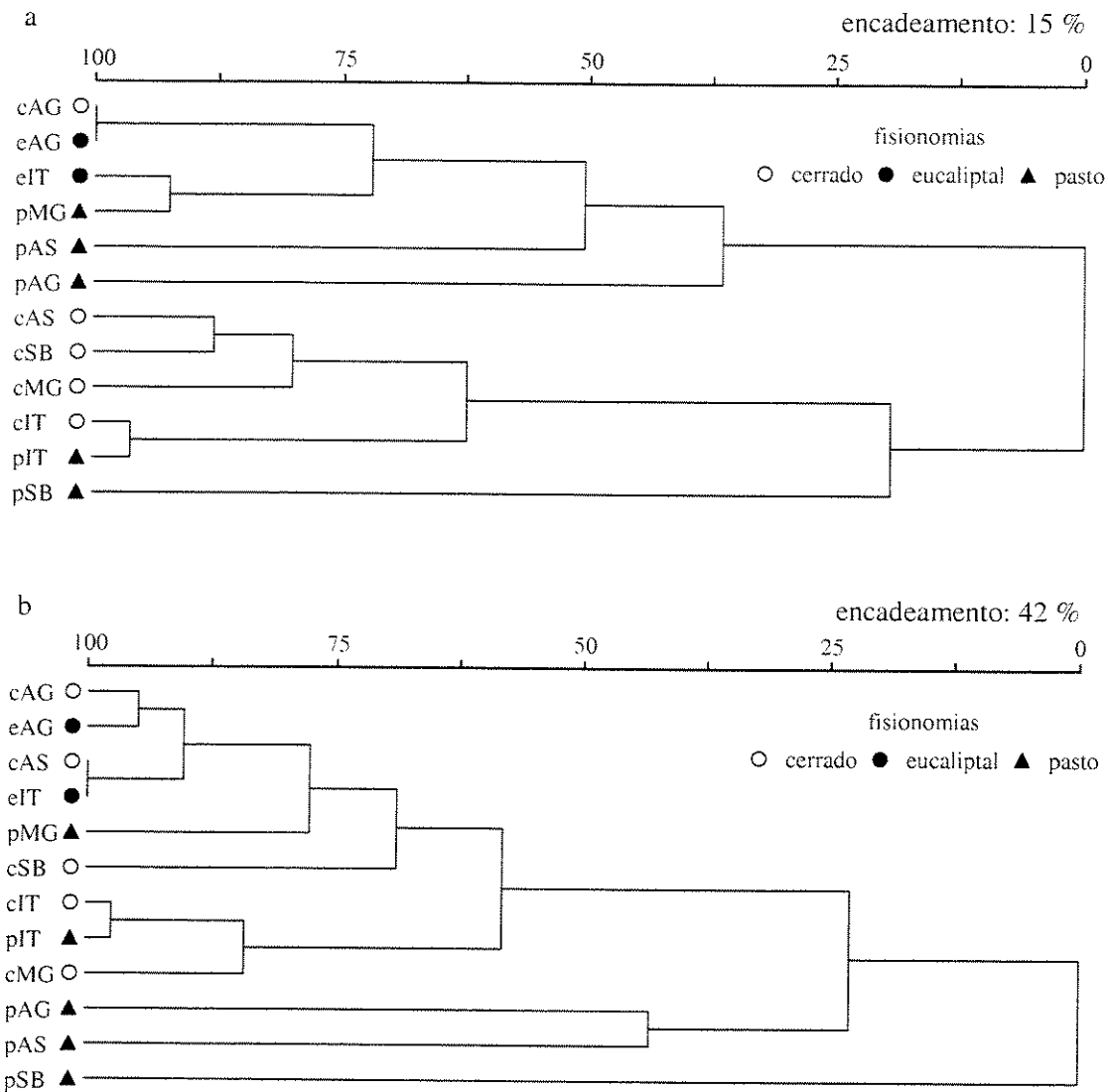


Figura 9. Análise de agrupamento de doze sítios de estudo em relação à (a) ausência e presença (Jaccard, Média de grupo) e (b) $(ln+1)$ abundância (Bray-Curtis, Média de grupo) das espécies de Tephritidae. Legenda das espécies de Tephritidae: ver tabela 5. Legenda das localidades: AG: Agudos, AS: Assis, IT: Itirapina, MG: Mogi-Guaçu, SB: Santa Bárbara.

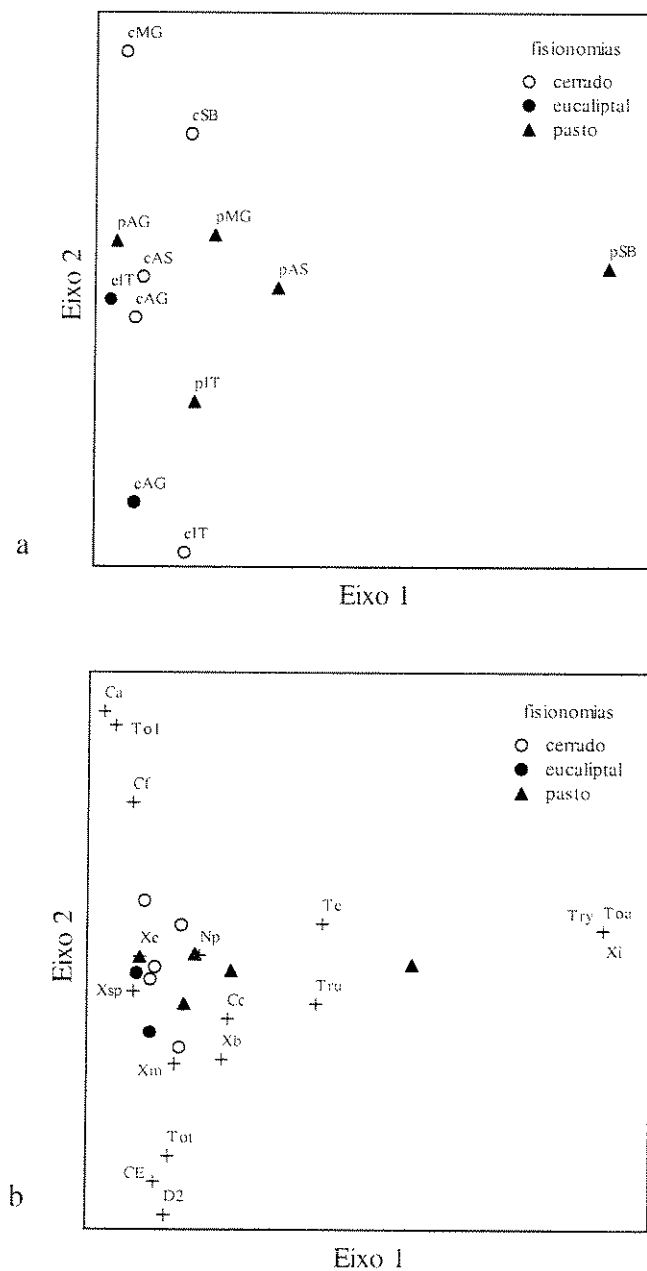


Figura 10. Análise de correspondência de doze sítios de coleta em relação às abundâncias (ln+1) das espécies de Tephritidae: (a) localidades, (b) espécies. Legenda das espécies: ver tabela 5. Legenda das localidades: AG: Agudos, AS: Assis, IT: Itirapina, MG: Mogi-Guaçu, SB: Santa Bárbara

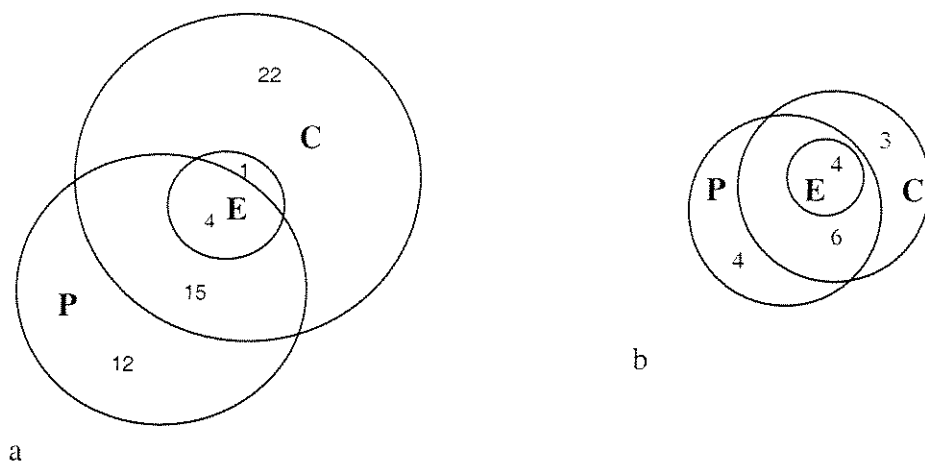


Figura 11. Total de espécies de (a) Asteraceae e de (b) Tephritidae encontradas nos cerrados, pastos e eucaliptais de Itirapina.

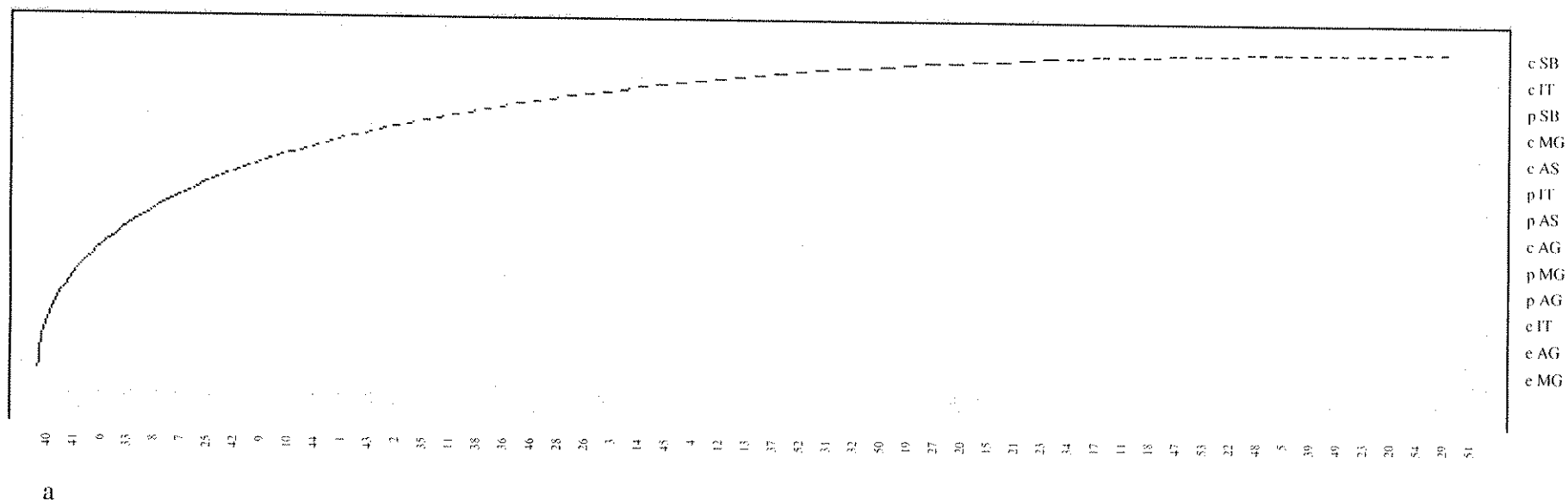
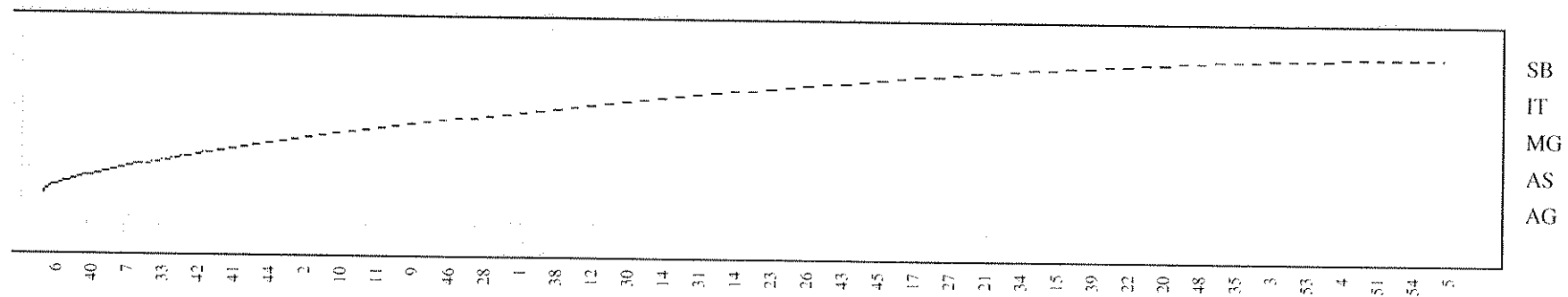
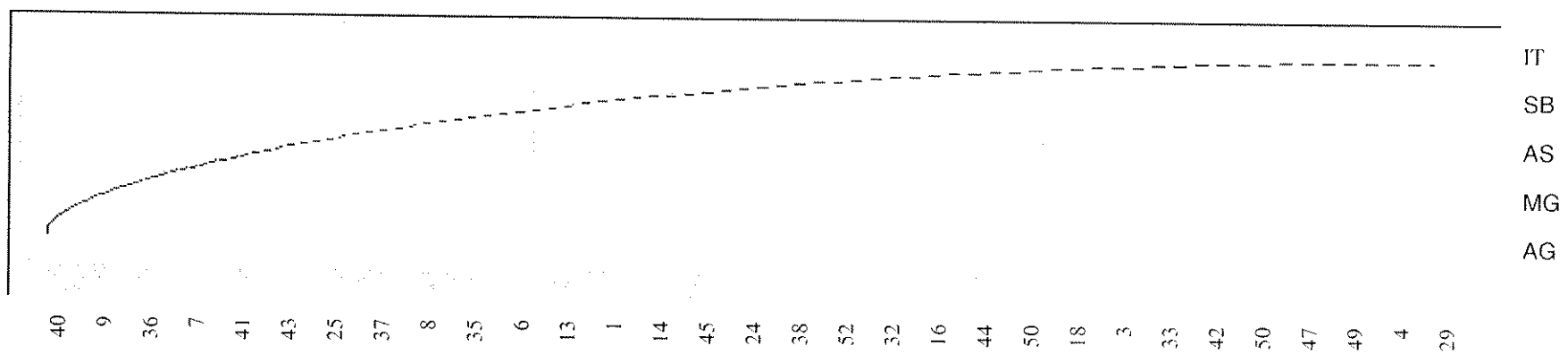


Figura 12. Matriz de aninhamento máximo (pelo critério de Atmar e Patterson, 1993) de espécies de Asteraceae em relação a (a) treze sítios de estudo, (b) cinco fragmentos de cerrados e (c) cinco pastos do Estado de São Paulo. Linhas correspondem aos sítios e colunas às espécies. Localidades: AG: Agudos, AS: Assis, IT: Itirapina, MG: Mogi-Guaçu, SB: Santa Bárbara. Fisionomias: c: cerrado, e: eucalipto, p: pasto. Espécies: ver tabela 2. A linha tracejada, chamada limite de “extinção” ou “ocorrência”, separa a área ocupada da matriz da desocupada. Presenças abaixo da linha são consideradas inesperadas, assim como ausências acima da linha.



b



c

Figura 12. continuação. Legenda na página anterior.

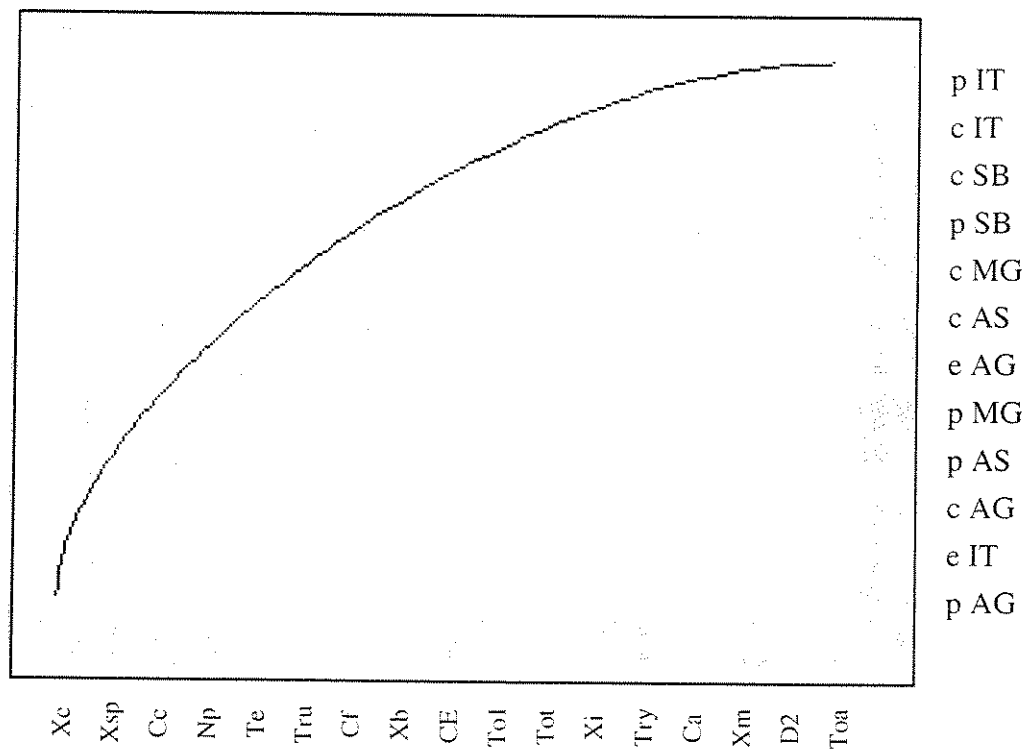


Figura 13. Matriz de aninhamento máximo (pelo critério de Atmar e Patterson, 1993) de espécies de Tephritidae em relação aos treze sítios de estudo no Estado de São Paulo. Linhas correspondem aos sítios e colunas às espécies. Localidades: AG: Agudos, AS: Assis, IT: Itirapina, MG: Mogi-Guaçu, SB: Santa Bárbara. Fisionomias: c: cerrado, e: eucalipto, p: pasto.

CONCLUSÃO GERAL

Esta tese investigou na escala local, padrões de uso de recursos e riqueza de insetos em Asteraceae e, numa escala mais ampla, examinou os efeitos da alteração da paisagem sobre a riqueza, composição e estrutura das comunidades de Asteraceae e insetos associados aos capítulos.

Localmente, considerando a escala planta-individual, a abundância de recursos não é um fator determinante do uso ou da riqueza de insetos. Os resultados indicam uma tendência à seleção de determinadas espécies hospedeiras independentemente de sua disponibilidade no campo.

Em cada planta individual, aparentemente fêmeas não selecionam capítulos em função de sua posição na planta, e a taxa de infestação diminui com o aumento de capítulos disponíveis. Há uma restrição ao número de insetos por capítulo, representada pela taxa máxima de infestação por capítulo. Abaixo deste limite, a seleção de sítios de oviposição pelas fêmeas possivelmente esteja relacionada a fatores independentes da densidade do recurso. O tamanho de capítulos (medido indiretamente pelo peso de capítulos) parece ser um fator importante na seleção de hospedeiras e riqueza de insetos. O escape de parasitóides, por outro lado, parece não ser um fator importante na seleção de plantas hospedeiras por Tephritidae.

A hipótese da concentração de recurso de Root (1973) foi parcialmente corroborada pela comparação da riqueza e abundância de insetos entre cerrados e pastos adjacentes. Embora a riqueza de plantas não seja muito inferior no pasto, a comunidade é dominada por uma espécie que alcança maiores abundâncias que as demais.

Na escala da paisagem, os fragmentos de cerrado são em geral mais ricos em espécies de hospedeiras e de insetos associados que pastos. Nestes, as comunidades de plantas possuem uma espécie dominante e isto se refletiu nas comunidades de insetos. Mesmo nas localidades onde a riqueza de insetos foi similar aos cerrados, sua abundância relativa foi muito baixa. As comunidades de hospedeiras dos pastos são apenas parcialmente subconjuntos dos cerrados, e apresentam alta diversidade beta. Ao invés de representarem uma fisionomia na paisagem, são, na verdade, um mosaico de habitats, nos quais a história de cada área e a estocasticidade nos processos de colonização, provavelmente, são responsáveis pela estrutura, composição e riqueza de Asteraceae. As espécies de insetos, por outro lado, provavelmente devido a maior capacidade de dispersão, ocorrem em diferentes localidades e fisionomias. A composição de Asteraceae em cada sítio é mais importante na determinação da riqueza, estrutura e composição da comunidade de insetos que propriamente a tipo fisionômico, localidade geográfica ou riqueza de Asteraceae. Mais especificamente, a presença de determinadas espécies “superhospedeiras” é determinante da riqueza e abundância local de insetos. Enquanto pastos podem representar corredores temporários para dispersão de plantas e insetos, os eucaliptais podem estar representando uma barreira à dispersão dos mesmos. Nos fragmentos de cerrados, a presença de espécies de hospedeiras raras e a alta diversidade beta indicam o caráter idiossincrático dos mesmos e a importância de preservação.