

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



Umberto Kubota

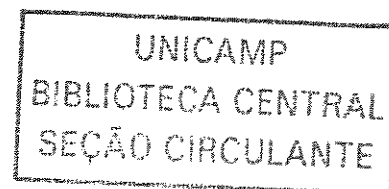
**Fenologia da comunidade de Asteraceae,
variação temporal e determinantes locais
de riqueza de insetos endófagos de
capítulos**

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

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biologia – Unicamp
para obtenção do Título de
Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

Campinas 2003



IIIDADE / 96
CHAMADA 11/Unicamp
K951f
EX
IMBO BC/ 57576
IOC 16-117-04
D α
REÇO 12,00
ATA 13/04/2004
1 CPD

ii

CM00195995-4

Bib id: 314358

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

K951f

Kubota, Umberto

Fenologia da comunidade de Asteraceae, variação temporal e determinantes locais de riqueza de insetos endófagos de capítulos / Umberto Kubota. -- Campinas, SP:[s.n.], 2003.

Orientador: Thomas Michael Lewinsohn

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.

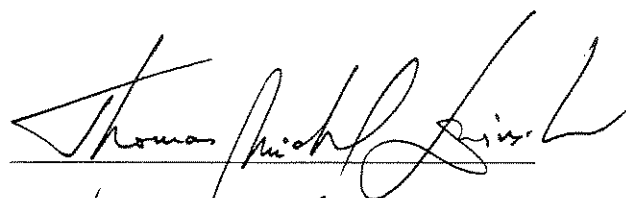
Instituto de Biologia.

1. Fenologia vegetal. 2. Mogi Guaçu (SP) – Cerrados – Reservas biológicas. 3. Agromyzidae. I. Lewinsohn, Thomas Michael. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

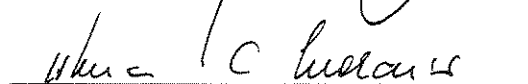
Campinas, 03 de dezembro de 2003

Banca Examinadora:

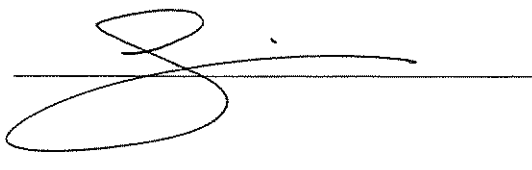
Dr. Thomas Michael Lewinsohn (Orientador)

Handwritten signature of Thomas Michael Lewinsohn in black ink, written over a horizontal line.

Dra. Helena Castanheira de Moraes

Handwritten signature of Helena Castanheira de Moraes in black ink, written over a horizontal line.

Dra. Maria Alice Garcia

Handwritten signature of Maria Alice Garcia in black ink, written over a horizontal line.

Dr. Paulo Inácio K. L. Prado

AGRADECIMENTOS

Primeiro gostaria de agradecer aos meus pais. Certamente este trabalho não honra todo o esforço e trabalho que o Sr. Sadao Kubota e a Sra. Aurora Yamasaki Kubota tiveram em criar e educar a mim e a meus irmãos. Mas, pelo menos deixo registrado meu reconhecimento e o amor que tenho por eles. Agradeço aos meus irmãos Marcus Vinicius Kubota e Cleber Kubota, os quais sempre admirei e sempre me serviram como bons exemplos.

Agradeço ao Professor Thomas Michael Lewinsohn por ter me orientado e ajudado neste trabalho, além do apoio nos momentos mais difíceis deste mestrado.

Ao pessoal do Laboratório de Interações Insetos-Plantas pela ajuda tanto no campo quanto no laboratório e por serem muito mais do que simples colegas de trabalho: Mário A. Neto, Rafael L. G. Raimundo, Luciano A. dos Anjos (Pirata), Silvia de M. Futada, Tehra G. Mendonça, Marina Reiter Braun, Soraia F. Aguiar, Adriana Almeida, André T. C. Dias, Ricardo Fabiano, Paulo Inácio, Carlinhos, Gislene.

Ao Chefe da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Marcos Meca, por ter autorizado a execução deste trabalho e colocado à disposição toda a ajuda que poderia dar.

Ao Mário Almeida Neto e Paulo R. Guimarães Jr pelos comentários sobre a tese.

À Adriana M. de Almeida, Helena C. de Moraes, Maria A. Garcia e Paulo I. K. L. Prado, membros da pré-banca e da banca que dispuseram parte de seus escassos tempos para lerem a tese e pelas críticas que me ensinaram a escrever um pouco melhor.

Aos amigos da república pela ajuda, convivência e risadas que me proporcionaram seus “exercícios de retórica”: Vitor Garcia, Mário A. Neto, Rafael Raimundo. Repetindo o que o Mário disse, considero-os como irmãos.

À minha tia Isaura e meu primo Michell que me cederam o apartamento no qual morei durante o término da redação da tese, mas principalmente por estarem dispostos a me ajudar no que eu precisasse.

Ao Márcio, Tereza e à galera da O2A (Mário, Jivanildo, Marcão e Felipe) por terem me hospedado na época em que não estava mais residindo em Campinas.

Ao Sr. Antônio Yotoko, D. Ruth, D. Rita, Kellem e a Karla por terem me hospedado e mostrado Brasília quando realizei a pré-banca com a prof. Helena na Unb.

Aos amigos da graduação e do mestrado pela amizade: Miúdo (Paulo Guimarães Jr.), Patrícia, Aluana, Márcio, Juliana, Anders, Rodrigo Cogni, Pirata (Luciano), Rodrigo, Lígia, Yu Jie, Rafael Fonseca, Sérgio, Cíntia, Renato, Erik, Jivanildo, Humberto, André Dias, Baku (André), Suzana.

À grande família Yoshida, pelas velhas e novas amizades que me ensinaram muitas coisas: Sr. Toninho, D. Maria, Cleber, Alexandra, Celso, Miriam, Pet (Cristiano) e principalmente à Lisa S. Mitui pelas conversas depois de algumas noites de trabalho.

Ao Coordenador do curso de Ecologia José R. Trigo que sempre esteve disposto a trabalhar pela qualidade do curso de ecologia.

À Capes pelos dois meses de bolsa de mestrado e à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) por ter-me concedido bolsa de mestrado e pelo financiamento deste projeto (FAPESP #01/00852-0). Este trabalho fez parte do projeto temático "*Diversidade de Espécies e Interações em Plantas e Insetos Fitófagos*" (FAPESP #9805085-2) coordenado pelo Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn.

ÍNDICE

Resumo	1
Abstract	3
Introdução Geral	5
Sistema de Estudo	6
<i>Local de estudo</i>	6
<i>Plantas hospedeiras</i>	8
<i>Insetos endófagos de capítulos</i>	8
Referências	9

CAPÍTULO 1: Fenologia floral da comunidade de Asteraceae e a variação temporal da comunidade de insetos endófagos de capítulos da Reserva Biológica de Moji Guaçu

Resumo	13
Introdução	14
Material e Métodos	
<i>Dados climáticos</i>	16
<i>Amostragem de campo</i>	16
<i>Criação e identificação dos insetos endófagos de capítulo</i>	17
<i>Análise de dados</i>	18
<i>O modelo de análise de rota</i>	20
Resultados	
<i>Fatores climáticos</i>	21
<i>Fenologia da comunidade de Asteraceae</i>	21
<i>Comunidade de insetos endófagos</i>	22
<i>Relações entre fatores climáticos, fenologia da comunidade de Asteraceae e insetos endófagos</i>	23
Discussão	
<i>Fenologia flora da comunidade de Asteraceae</i>	25
<i>Comunidade de insetos endófagos</i>	26
Referências	29
Figuras	34
Tabelas	42

CAPÍTULO 2: Determinantes de riqueza local de insetos endófagos de capítulos associados à plantas hospedeiras

Resumo	47
Introdução	48
Material e Métodos	

<i>Amostragem de campo</i>	50
<i>Criação e identificação dos insetos endófagos de capítulos</i>	51
<i>Análise de dados</i>	51
<i>O modelo de análise de rota</i>	53
Resultados	
<i>Comunidade de Asteraceae</i>	55
<i>Insetos endófagos</i>	56
<i>Determinantes de riqueza de endófagos</i>	58
Discussão	61
Referências	64
Figuras	68
Tabelas	72
Considerações Finais	75

RESUMO

Este estudo foi realizado no cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu (Mogi Guaçu, SP) entre agosto de 2001 a agosto de 2002. Neste período, foi acompanhada a fenologia floral da comunidade de Asteraceae e a variação temporal da comunidade de insetos endófagos de capítulos (inflorescências), para investigar as relações causais entre fatores climáticos e a fenologia reprodutiva das plantas, bem como as respostas de insetos fitófagos a ambos. Esta dissertação está dividida em dois capítulos. O primeiro teve como objetivo verificar as relações da fenologia floral da comunidade de Asteraceae e da variação temporal da comunidade de insetos endófagos de capítulos com fatores climáticos (fotoperíodo, precipitação, temperatura média e radiação solar). A comunidade de Asteraceae teve um pico de floração no mês de abril, no início da estação seca. A comunidade de endófagos de capítulos esteve representada por três ordens de insetos: Diptera (Tephritidae, Cecidomyiidae e Agromyzidae), Coleoptera (Apionidae) e Lepidoptera (Tortricidae, Pterophoridae, Pyralidae, Gelechiidae). A ordem Diptera foi a mais representativa, com 62% das espécies e 72% dos indivíduos amostrados, e acompanharam a floração de suas hospedeiras. A associação da fenologia floral com o início da estação seca levou a comunidade de Asteraceae a apresentar uma defasagem de quatro a seis meses do número de espécies em flor e da disponibilidade de capítulos em relação aos fatores climáticos avaliados. Por meio de uma técnica baseada em correlações parciais (análise de rota), foi verificada uma relação negativa do número de espécies em flor com o fotoperíodo, embora houvesse aparentemente uma relação positiva com a temperatura média. A comunidade de insetos herbívoros apresentou relações semelhantes às de suas plantas hospedeiras com o fotoperíodo e com a temperatura média. Além disto, os insetos herbívoros mostraram relações positivas com a riqueza de plantas em flor e com ao volume total de capítulos produzidos pelas plantas.

O segundo capítulo testou três hipóteses sobre determinantes locais de riqueza de insetos endófagos de capítulos associados às espécies de hospedeiras. A análise de rota mostrou que o número total de amostras e o número de hospedeiras co-tribais que co-ocorrem no local (o inverso do chamado isolamento taxonômico) foram os principais fatores explicativos da riqueza de endófagos. Ao contrário, a abundância de capítulos e o

tempo de floração de cada espécie de Asteraceae não tiveram relação significativa com a riqueza de endófagos. A riqueza de endófagos, após ser corrigida para abundância por curvas de rarefação, teve uma relação marginalmente significativa com o número total de capítulos disponível em cada período.. Isto pode ter ocorrido devido à alta especialização da comunidade de insetos endófagos. Cerca de 66% das espécies de endófagos exploram hospedeiras de apenas uma tribo de Asteraceae. Provavelmente, a riqueza de endófagos de capítulos é determinada pela abundância de capítulos, quando observadas as hospedeiras dentro uma mesma tribo.

Palavras chave: Fenologia vegetal, Mogi Guaçu (SP) – Cerrados – Reservas biológicas. Agromyzidae.

ABSTRACT

This study was carried out in the cerrado of the Biological Reserve of Moji Guaçu (Mogi Guaçu county, State of São Paulo, Brazil) between August of 2001 and August 2002. I recorded the floral phenology of the Asteraceae community and the temporal variation of the community of flowerhead endophages, to ascertain the causal relationship between climatic factors and plant reproductive phenology as well as the response of insect phytophages to both. This dissertation is presented in two parts. In the chapter, I examine the relationship of floral phenology of the community of Asteraceae and the temporal variation of the flowerhead feeding community with climatic factors (photoperiod, precipitation, average temperature and solar radiation). The community of Asteraceae had a peak of richness of flowering plants in April at the beginning of the dry season. The community of flowerhead endophages was represented by three orders of insects: Diptera (Tephritidae, Cecidomyiidae and Agromyzidae), Coleoptera (Apionidae) and Lepidoptera (Tortricidae, Pterophoridae, Pyralidae, Gelechiidae). The Diptera were the most representative, with 62% of species and 72% of the reared individuals, whose richness and abundance followed the flowering patterns of its hosts. The association of the Asteraceae floral phenology with the beginning of the dry season produced a time lag of four to six months of the number of flowering species and of flowerhead availability in relation to the evaluated climatic factors. By means of path analysis, I found a negative relation of the number of species in flower with photoperiod, although there was an apparent positive relation with average temperature. The community of herbivorous insects showed similar relations to photoperiod and average temperature as their host plants. Moreover, herbivorous insects presented a positive relation to the richness of flowering plants and with the flowerhead availability.

The second chapter tested three hypotheses of local determinants of species richness of flowerhead endophages associated to their host species. Path analysis showed that the total number of samples and the number of co-tribal hosts that co-occur locally (the inverse of taxonomic isolation) were significant determinants of endophyte richness. Conversely, total flowerhead abundance and the flowering duration of each Asteraceae species had no significant relation on endophyte richness. Endophyte richness, corrected for abundance

with rarefaction curves, had a marginally significant correlation with flowerhead abundance. This may be due to the high specialization of the insects. About 66% of the endophagous fauna explored hosts of only one Asteraceae tribe. The flowerhead endophagous richness is probably determined by flowerhead abundance, within a given host tribe.

Key words: Vegetal phenology. Mogi Guaçu (SP) – Cerrados – Biological Reserves. Agromyzidae.

INTRODUÇÃO GERAL

As comunidades de insetos herbívoros associadas a plantas hospedeiras têm sido amplamente estudadas em diferentes escalas espaciais (Southwood 1961, Root 1973, Rigby e Lawton, 1981, Basset 1991, Novotny et al 2002). Geralmente, estes estudos são temporalmente limitados ou não levam em consideração a associação restrita dos insetos com suas plantas hospedeiras. No entanto, é essencial que estudos de comunidades de herbívoros em uma espécie de hospedeira em particular inclua um grande número de plantas amostradas em pelo menos um ano (Janzen 1988, Marquis 1991, Basset 1996, Barone 1998, Novotny et al. 2002). Pois a variação temporal da comunidade de insetos pode ser afetada tanto pela fenologia das plantas quanto pela sazonalidade dos fatores climáticos. Muitos estudos mostram os fatores climáticos como determinantes da fenologia das plantas (Rathcke e Lacey 1985). Isto leva a preocupações sobre o efeito das mudanças climáticas globais sobre comunidades naturais. Fitter e Fitter (2002) mostraram que a época de floração de algumas plantas na Inglaterra foi alterada nos anos mais quentes. Esta alteração da fenologia das plantas pode modificar a comunidade de insetos herbívoros e a estrutura de interações entre estes dois níveis tróficos.

Os insetos herbívoros, principalmente os endófagos e especialistas, devem ser capazes de localizar suas plantas hospedeiras tanto no espaço quanto no tempo (Kerslake e Hartley 1997, Yukawa 2000). Mudanças graduais na fenologia das hospedeiras poderiam ser acompanhadas por respostas evolutivas da atividade dos herbívoros, mantendo a associação entre a espécie de herbívoro e a espécie de hospedeira. Entretanto, a substituição de hospedeiras pode ocorrer devido à utilização de outras plantas que disponibilizam o recurso quando ocorre a atividade dos insetos herbívoros. Outros fatores contribuem para o padrão de especificidade e substituição de hospedeiras por parte dos insetos herbívoros (ver Bernays e Graham 1988). Esta substituição de hospedeiras pode levar a uma instabilidade do conjunto de espécies que é capaz de colonizar determinada espécie de hospedeira. Isso torna essencial os estudos que consideram a escala temporal e tentam compreender as relações entre a comunidade de plantas hospedeiras e seus herbívoros, além de suas interações com os fatores climáticos.

Poucos trabalhos de associação entre insetos herbívoros e plantas que incluem a escala temporal tem sido realizados no cerrado (p ex. Cytrynowicz 1991, Morais et al. 1999). Estudos de ecologia do cerrado vêm se tornando importantes devido à degradação desse ecossistema, sendo considerado por Myers et al. (2000) uma das áreas críticas (“hotspots”) para prioridades de conservação.

Este trabalho mostra a fenologia floral da comunidade de Asteraceae e a variação temporal da comunidade de herbívoros, estudando suas interações e as relações com os fatores climáticos (capítulo 1). Também foram investigados alguns determinantes locais de riqueza de insetos herbívoros associados às suas hospedeiras (capítulo 2). Por meio de análise de rota, mostro como a riqueza de insetos endófagos de capítulos responde à abundância de recursos, tempo de floração e ao número de hospedeiras co-genéricas que coexistem no local.

SISTEMA DE ESTUDO

Local de estudo

Este estudo foi realizado na Reserva Biológica de Moji Guaçu (22°15'S, 47°11'W; altitude 560-650m), localizada no município de Mogi Guaçu, no Estado de São Paulo, Brasil (Figura 1). Está sob a responsabilidade do Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo e tem uma área de 343,42ha. Esta reserva é composta por diferentes fisionomias como mata ciliar, cerrado e cerradão (Mantovani e Martins 1993), situando-se em região sob o clima Cwa de Koeppen, tendo sido bem caracterizada quanto ao clima no trabalho de Mantovani (1983).

A reserva é circundada por plantios de *Pinus* e *Eucalyptus* e culturas anuais. De acordo com depoimentos de antigos moradores da região, a área era coberta por cerrado denso antes da ocupação por fazenda de gado bovino (Mantovani 1987). Até 1964 a área da Reserva era pastejada e antes de 1960 sofria queimadas freqüentes, além de ser atingida também por geadas (Mantovani 1987). A área escolhida para o estudo é ocupada por uma fisionomia de cerrado senso restrito. Conforme o estudo de Mantovani (1987), esta área tinha como espécie arbustiva mais abundante *Gochmatia barrosii* (Asteraceae).

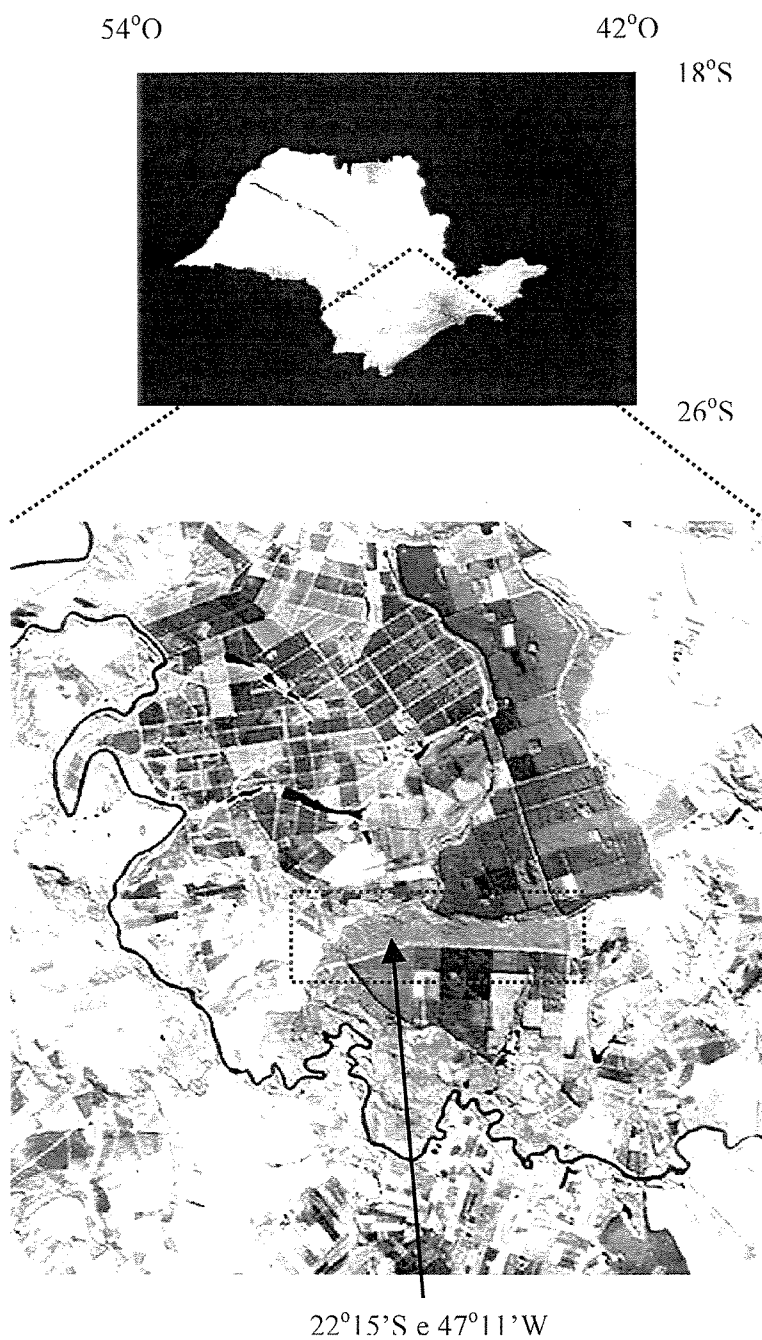


Figura 1: Localização da Reserva Biológica de Moji Guaçu (tracejado azul) no mapa do estado de São Paulo. Escala de 1:25.000 (IBGE). A seta indica o local onde foi realizado o estudo. Imagens de satélite obtidas no site: <http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br> (Miranda *et al.* 2000).

Plantas hospedeiras

A família Asteraceae é uma das maiores famílias de plantas dicotiledôneas, com aproximadamente 23.000 espécies amplamente distribuídas por todos os ambientes e continentes, com exceção da Antártida (Bremer 1994). No cerrado é uma das principais famílias que compõem a flora (Mantovani e Martins 1993, Ratter *et al.* 1997), mas é pouco estudada neste ambiente, quando comparada com outros grupos que ocorrem neste bioma. Levantamentos florísticos precedentes para a área se concentraram em espécies lenhosas (Eiten 1963, Gibbs *et al.* 1983) e, conseqüentemente, registraram apenas parte das espécies de Asteraceae. Mantovani e Martins (1993) realizaram um levantamento mais completo para a flora da reserva, no qual além de incluírem as espécies herbáceas e arbustivas de Asteraceae, também apresentam um registro semiquantitativo da fenologia floral.

Insetos endófagos de capítulo

As principais famílias de insetos endófagos ocorrentes em capítulos de Asteraceae de cerrado pertencem às ordens Diptera (Tephritidae, Agromyzidae e Cecidomyiidae), Lepidoptera (Tortricidae, Pterophoridae e Pyralidae) e Coleoptera (Apionidae) (Lewinsohn 1991). Muitos dos endófagos são filogeneticamente especialistas, alimentando-se de um ou poucos gêneros de plantas. Entretanto alguns conseguem quebrar esta barreira filogenética ocorrendo em tribos distintas (Lewinsohn 1991, Prado 1999). Da mesma maneira, cada espécie de planta está associada a diferentes números de espécies de endófagos (Lewinsohn 1991). Os endófagos de capítulos, principalmente a família Tephritidae, têm pouca mobilidade nas formas imaturas, ficando geralmente restritos a um único capítulo desde a eclosão do ovo até a fase adulta (Almeida, 1997). As espécies de endófagos pertencentes à ordem Lepidoptera necessitam geralmente mais de um capítulo para completar a fase larval, conseqüentemente as larvas mudam de capítulo durante seu desenvolvimento (Almeida, 1997).

REFERÊNCIAS

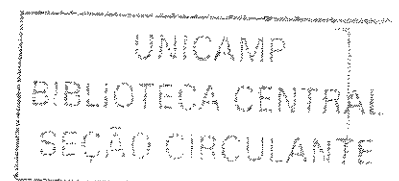
- Almeida, A. M. 1997. *Padrões de co-ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de Trichogoniopsis adenantha (DC) (Asteraceae)*. Tese de mestrado. Unicamp, Campinas.
- Basset, Y. 1991. The seasonality of arboreal arthropods foraging within an australian rain-forest tree. *Ecological Entomology* 16(3):265-278.
- Basset, Y. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: Predictors of insect variables. *Ecology* 77(6):1906-1919.
- Barone, J. A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 67:400-409.
- Bernays, E. e Graham, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69(4):886-892.
- Bremer, K. 1994. *Asteraceae: cladistics and classification*. Portland: Timber Press, Inc.
- Cytrynowicz, M. 1991. Resource size and predictability, and local herbivore richness in a subtropical Brazilian cerrado community. In *Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes and W. W. Benson, eds) pp. 561-589. New York: John Wiley & Sons.
- Eiten, G. 1963. Habitat flora of Fazenda Campininha, São Paulo, Brazil. In: *Simpósio sobre o cerrado*. (Ferri, M. G., coord.) pp: 179-231. São Paulo: Edusp.
- Fitter, A. H. e Fitter, R. S. R. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296(5573):1689-1691.
- Gibbs, P. E.; Leitão-Filho, H. F. e Shephard, G. J. 1983. Floristic composition and community structure in an area of cerrado in SE Brazil. *Flora, Jena* 173:433-449.

- Janzen, D. H. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry Forest caterpillar fauna. *Biotropica*, 20:120-135.
- Kerslake, J. E. e Hartley, S. E. 1997. Phenology of winter moth feeding on common heather: Effects of source population and experimental manipulation of hatch dates. *Journal of Animal Ecology* 66(3):375-385.
- Lewinsohn, T. M. 1991. Insects in flower heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a case study on tropical species richness. In *Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes and W. W. Benson, eds) pp. 525-559. New York: *John Wiley & Sons*.
- Mantovani, W. 1983. *Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Mantovani, W. 1987. *Análise florística e fitossociológica do estrato herbáceo-subarbustivo do cerrado na Reserva Biológica de Moji Guaçu e em Itirapina, SP*. Dissertação de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Mantovani, W. e Martins, F. R. 1993. Florística do cerrado na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP. *Acta bot. bras.* 7(1):33-60.
- Marquis, 1991. Herbivore fauna of *Piper* (Piperaceae) in a Costa Rican wet forest: diversity, specificity, and impact. In *Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical an Temperate Regions* (P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes and W. W. Benson, eds) pp. 179-208. New York: *John Wiley & Sons*.
- Miranda, E. E; Coutinho, A. C.; Paniago, C. F. A.; Guimarães, M.; Miranda, J. R. e Filardi, A. L. 2000. Brasil visto do espaço. <http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>.
- Morais, H. C.; Diniz, I. R. e Silva, D. M. S. 1999. Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* 47(4):1025-1033.

- Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; Fonseca G. A. B. e Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Novotny, V.; Basset, Y.; Miller, S. E.; Drozd, P. e Cizek, L. 2002. Host specialisation of leaf chewing insects in a New Guinea rainforest. *Journal of Animal Ecology* 71:400-412.
- Prado, P.I.K.L 1999. *Determinantes de ampla escala das associações entre insetos e plantas: tefritídeos (Diptera) endófagos de capítulos de asteráceas*. Tese de Doutorado, Unicamp, Campinas.
- Rathcke, B. e Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- Ratter, J. A., Ribeiro, J. F. e Bridgewater, S. 1997. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80:223-230.
- Rigby, C. e Lawton, J. H. 1981. Species-area relationships of arthropods on host plants – herbivores on bracken. *Journal of Biogeography* 8(2):125-133.
- Root, R. B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats – fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43(1):95-120.
- Southwood, T. R. E. 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology* 30:1-8.
- Yukawa, J. 2000. Synchronization of galls with host plant phenology. *Population Ecology* 42(2): 105-113.

CAPÍTULO 1

FENOLOGIA FLORAL DA COMUNIDADE DE ASTERACEAE E A VARIAÇÃO TEMPORAL DA COMUNIDADE DE INSETOS ENDÓFAGOS DE CAPÍTULOS EM UM FRAGMENTO DE CERRADO



RESUMO

Os fatores climáticos influenciam a fenologia das plantas ocasionando uma variação da produção primária ao longo do ano. Conseqüentemente, a comunidade de herbívoros, que muitas vezes também é diretamente afetada pelos mesmos fatores climáticos, é influenciada pela variação da produção de recursos. Este trabalho acompanhou durante um ano a fenologia floral da comunidade de Asteraceae e a variação da comunidade de insetos endófagos de capítulos (inflorescências) com os fatores climáticos, sendo realizado em 6 hectares da área de cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu. A comunidade de Asteraceae foi composta por 24 espécies pertencentes a seis tribos. As tribos Eupatorieae e Mutisieae foram as principais em riqueza e abundância, respectivamente. A comunidade de Asteraceae teve um pico de número de espécies em flor no mês de abril de 2002 e um pico de abundância de capítulos no final de agosto de 2001. A fauna de insetos endófagos de capítulos teve oito famílias em três ordens de insetos: Diptera (Tephritidae, Cecidomyiidae e Agromyzidae), Coleoptera (Apionidae) e Lepidoptera (Tortricidae, Pterophoridae, Pyralidae e Gelechiidae). Os dípteros foram os mais representativos com 62% das espécies e 72% dos indivíduos amostrados. Os picos de floração apresentaram defasagens de quatro a seis meses em relação aos fatores climáticos, devido à associação da maior com a inverno. Conseqüentemente, a floração apresentou uma relação negativa com o fotoperíodo e positiva com a temperatura, quando as relações foram analisadas por meio análise de rota (uma variante generalizada de regressão múltipla). A variação da riqueza da comunidade de insetos endófagos de capítulos está relacionada com os mesmos fatores climáticos, e também com a variação da disponibilidade de capítulos e da riqueza de Asteraceae em flor durante o ano de estudo. Embora a precipitação possa limitar a fenologia floral e a atividade de insetos herbívoros, este fator não teve nenhuma relação imediata com a fenologia floral e com a comunidade de insetos. A dependência da fenologia floral e da comunidade de insetos herbívoros da temperatura mostra que há a possibilidade de modificações das comunidades de plantas e de herbívoros por meio de mudanças climáticas, podendo levar ao desacoplamento das interações entre herbívoros e plantas.

INTRODUÇÃO

A fenologia floral está sujeita à seleção causada pela sazonalidade de fatores bióticos e abióticos (Sakai 2001), tais como temperatura, precipitação, radiação solar, presença de polinizadores e herbivoria (Rathcke e Lacey 1985, Wright 1991, Reich 1995, Wright e van Schaik 1994, Aide 1992). Nas florestas sazonais os padrões de produção de flores, frutos e folhas têm sido correlacionados com a variação anual das chuvas e da temperatura, e com a presença de uma estação seca em que a precipitação total é freqüentemente menor que 60 mm (Janzen 1967, Frankie et al. 1974, Monasterio e Sarmiento 1976, Alencar et al. 1979, Morellato et al. 1989, van Schaik et al. 1993). O cerrado é caracterizado por uma estação seca associada ao inverno, ocasionando uma correlação entre precipitação e temperatura. Essa co-variação entre as variáveis climáticas torna difícil o estabelecimento de causalidade simples sobre a fenologia das plantas (Wright 1991).

A respostas fenológicas das plantas aos fatores climáticos varia entre estratos da vegetação. No cerrado, em que há períodos de seca, a floração do estrato herbáceo está intimamente ligada à precipitação, enquanto que os estratos arbustivo e arbóreo não mostram uma resposta clara à pluviosidade, já que possuem raízes profundas. Na época seca, as plantas deste estrato não sofrem déficit hídrico porque as raízes têm acesso à umidade profunda do solo (Monastério e Sarmiento 1976).

A variação na disponibilidade de recursos devido às respostas fenológicas das plantas aos fatores climáticos leva a diferentes tipos de respostas evolutivas (morfológicas, fisiológicas, comportamentais) por parte dos consumidores primários (van Schaik et al. 1993). Adaptações como substituição de dieta, migração, reprodução sazonal e hibernação ou diapausa afetam a dinâmica dessas populações e conseqüentemente afetam as comunidades de herbívoros. A abundância de alguns grupos de insetos tropicais pode ser controlada pela disponibilidade de alimento (Wolda 1978, 1988), que por sua vez será influenciada por flutuações de fatores climáticos (Intachat et al. 2001). Porém estes fatores climáticos podem também determinar diretamente a variação temporal da abundância de insetos herbívoros de uma comunidade. Diversos trabalhos mostraram que as épocas de

chuva determinam alta abundância de insetos (Wolda 1988) independente da produção de recursos (Murali e Sukumar 1993).

Respostas fenológicas da vegetação também têm conseqüências para a riqueza de herbívoros. Isso se torna mais crítico para os insetos fitófagos, já que um dos determinantes de sua diversidade é o desenvolvimento sazonal de plantas hospedeiras (Strong et al. 1984). Insetos herbívoros não somente devem localizar a planta hospedeira, mas também encontrá-la dentro do período em que os tecidos em idade apropriada estão disponíveis (Kerslake e Hartley 1997, Yukawa 2000). A riqueza de insetos em uma comunidade é determinada pela produtividade das plantas (Siemann 1998) e pela riqueza de plantas (Siemann et al. 1998). Conseqüentemente, as variações da produtividade primária e da riqueza de espécies que produzem os recursos deverão levar a uma oscilação na riqueza de herbívoros ao longo do ano.

Este trabalho analisa como a fenologia floral da comunidade de Asteraceae está relacionada aos fatores climáticos e, subseqüentemente, como a comunidade de insetos endófagos de capítulos responde aos fatores climáticos e à fenologia floral da família Asteraceae na Reserva Biológica de Moji-Guaçu. Para tanto, foram examinadas as seguintes perguntas:

- A fenologia da comunidade de Asteraceae está relacionada a algum fator climático ou combinação de fatores?
- A variação da abundância de insetos está relacionada com a variação dos fatores climáticos e/ou com a variação da produção de capítulos na comunidade de Asteraceae?
- A variação da riqueza de insetos endófagos está relacionada com a produção de capítulos e/ou à riqueza de Asteraceae em flor?

MATERIAL E MÉTODOS

Dados climáticos

Os dados climáticos provém de um posto meteorológico automático da Estação Experimental de Mogi Guaçu, administrada pelo Instituto Florestal. Esta área é contígua à Reserva Biológica de Mogi Guaçu. No decorrer do período de estudo, entre os dias 22 e 25 de julho de 2002, houve uma falha no registro desses dados. Para suprir essa deficiência foram utilizados os dados referentes aos mesmos dias do ano anterior. Foram calculados a temperatura média, precipitação média, radiação solar média e o fotoperíodo em períodos de aproximadamente duas semanas, entre 19 de janeiro de 2001 e 16 de agosto de 2002.

Amostragem de campo

Uma área de 6ha (300m x 200m) de cerrado foi demarcada para o estudo. Nesta área, foram sorteadas 20 transeções de 30 x 5m (150m²). As transeções totalizaram 5% da área de estudo e foram acompanhadas durante todo o período de amostragem de campo.

A amostragem foi realizada entre 30 de agosto de 2001 e 16 de agosto de 2002, totalizando 26 amostragens a cada duas semanas aproximadamente. Em cada evento de amostragem, foram contados todos os indivíduos de Asteraceae em flor de cada espécie nas transeções. Nas mesmas transeções, os capítulos em flor de até 10 indivíduos de cada espécie foram contados para obter uma estimativa da abundância de capítulos na área. Nas espécies mais abundantes foram contados os capítulos do primeiro indivíduo em flor encontrado em cada transeção até o limite de 10 plantas. As espécies de Asteraceae na área de estudo que não ocorreram nas transeções também foram registradas. Para cada espécie foram feitas exsicatas para confirmação e testemunhos de identificação. No laboratório as exsicatas foram identificadas tendo como referência à coleção do Projeto “Diversidade de Espécies e de Interações em Plantas e Insetos Fitófagos” do Laboratório de Interação Insetos-Plantas.

Para obtenção dos insetos endófagos, foram coletadas amostras de capítulos para a criação dos insetos em laboratório nas datas de amostragem. Cada amostra consistiu em até

80ml de capítulos de uma planta que foram retirados ao acaso. Estes capítulos foram acondicionados em um recipiente plástico de 80 ml com tampa larga e abertura de ventilação coberta com filó de nylon. As plantas incluídas na amostragem de capítulos foram encontradas por meio de caminhadas ao acaso na área de 6 ha, sendo que as plantas que estavam dentro da área das transeções não foram utilizadas na amostragem de capítulos, para evitar qualquer alteração da floração das plantas utilizadas para o acompanhamento da fenologia da comunidade.

Criação e identificação dos insetos endófagos de capítulo

As amostras de capítulos foram inspecionadas em intervalos de dois dias e todos os insetos adultos que emergiram foram retirados. As criações foram mantidas durante um período mínimo de pelo menos dois meses. Este procedimento foi adotado para garantir que a maioria dos insetos vivos pudesse completar seu desenvolvimento, principalmente para os lepidópteros que emergem tardiamente (Almeida 1997). Os insetos foram montados e separados em morfoespécies, para incorporação à coleção de insetos do Projeto “Diversidade de Espécies e de Interações em Plantas e Insetos Fitófagos” do Laboratório de Interação Insetos-Plantas.

Os insetos do gênero *Xanthaciura* (Tephritidae) foram identificados por meio de uma chave de Norrbom (não publicada) e para algumas espécies do gênero *Tomoplagia* (Tephritidae) foi utilizada a chave publicada por Foote (1980). Os demais tefritídeos, lepidópteros e coleópteros foram identificados tendo como referência à coleção de insetos do Laboratório de Interação Inseto-Planta.

Para a identificação dos agromizídeos foram feitas dissecções dos machos para obtenção da genitália e observação em microscópio. Como não emergiram machos de diferentes espécies de agromizídeo de uma mesma hospedeira, as fêmeas foram consideradas pertencentes às espécies dos machos que emergiram da mesma amostra.

Os cecidomiídeos foram o grupo com maior dificuldade de identificação, não sendo possível separar em espécies devido à necessidade de caracteres tanto de adultos, como de larvas (Gagné 1994). Provavelmente a riqueza deste grupo está subestimada, já que foram

somente identificados os gêneros não sendo possível a separação mesmo em morfoespécies. Para a identificação dos gêneros foi utilizada a chave publicada por Gagné (1994).

Análise de dados

Para verificar as relações entre os fatores climáticos foi examinada uma matriz de correlações entre o fotoperíodo, as médias diárias da precipitação, a temperatura média e a radiação solar. A precipitação média não apresentou distribuição normal (teste de normalidade de D'Agostino-Pearson $p < 0.05$), por isso foi transformada pela raiz quadrada. As variáveis da fenologia floral da comunidade de Asteraceae utilizadas foram o número de espécies (riqueza) em flor e a estimativa de produção de capítulos na área (volume de recursos) em cada data de amostragem. A produção de capítulos em cada data de amostragem foi estimada através da soma das estimativas de produção de capítulos das espécies de Asteraceae. Cada espécie de planta teve uma estimativa de produção de capítulos para a área de 6 ha, que consistiu no produto entre a estimativa de abundância de plantas na área e o número médio de capítulos produzidos por indivíduo.

Para a comunidade de insetos foram escolhidas a riqueza e a abundância de insetos endófagos de capítulo. A riqueza foi corrigida pelo esforço amostral por meio de curvas de rarefação, em que a intensidade de coleta foi medida pelo número de amostras de capítulos provenientes de uma planta. As curvas de rarefação foram obtidas com o programa EstimateS (Colwell, 2000), tendo como esforço padrão de 23 amostras de capítulos.

Para cada data de amostragem foi calculado um índice de abundância de insetos. Este índice foi baseado no número médio de insetos que emergiram de cada espécie de Asteraceae. A somatória simples das médias não poderia ser usada como índice de abundância de insetos, já que a distribuição dos números de amostras de capítulos não correspondia à distribuição das abundâncias para cada espécie de planta. Por isso as médias de insetos por planta foram corrigidas obedecendo às proporções da abundância de cada espécie de Asteraceae. A estimativa de abundância de insetos para cada data de amostragem foi calculada seguindo a fórmula abaixo:

$$IAI_d = \sum_{i=1}^S \frac{m_{id} \cdot a_{id}}{N_d}$$

IAI_d : Índice de abundância de insetos na data d.

m_{id} : Média por amostra de capítulo de insetos que emergiram para a espécie de planta i na data d.

a_{id} : Abundância da espécie i de planta em flor na data d.

N_d : Número total de plantas em flor registradas nas transeções na data d.

S_d : Número total de espécies de planta em flor na data d.

Para verificar a associação dos fatores climáticos com a fenologia floral da comunidade de Asteraceae, foi utilizada análise de rota e modelagem de equações estruturais. A análise de rota é utilizada para quantificar rotas causais em redes de interações (Mitchell 1992, 2001) representando uma das mais poderosas abordagens disponíveis para analisar relações multivariadas complexas em sistemas não experimentais (Grace e Pugsek 1998). Diversos trabalhos têm utilizado análise de rota para testar hipóteses evolutivas e ecológicas (Lewinsohn 1991, Mitchell 1992, Gómez e Zamora 2000, Inouye et al. 2002).

A modelagem de equações estruturais é uma ferramenta complementar à análise de rota. Através do modelo de análise de rota e suas rotas quantificadas obtém-se as equações estruturais que representam a rede de interações entre as variáveis. Estas equações fornecem uma matriz de correlações que é verificada contra a matriz de correlações observada por meio de um teste de ajuste (Shipley 1999, Mitchell 2001). Neste estudo utilizei coeficientes de rota padronizados. Como medida de ajuste do modelo, ou seja, o ajuste entre as matrizes de correlações (observada e esperada), utilizei a raiz quadrada do erro médio de aproximação ("root mean square error of approximation") (Systat 7.0 1997 pág. 659).

A análise de rota é a ferramenta adequada para testar as hipóteses propostas neste trabalho devido às correlações que ocorrem entre os fatores climáticos no cerrado (Tabela 1). Da mesma maneira, a análise de rota foi utilizada para verificar a relação da

comunidade de insetos endófagos de capítulos com os fatores climáticos e com a fenologia das plantas. Para isto utilizei o módulo RAMONA do Programa SYSTAT 8.0 (1998).

O modelo de análise de rota

Para testar as hipóteses utilizando a análise de rota deve-se estabelecer a priori as relações causais entre todas as variáveis, produzindo um modelo destas relações. A quantidade de radiação solar varia conforme as estações do ano. Essa variação sazonal na irradiação ocorre devido às mudanças do fotoperíodo, ângulo solar e cobertura de nuvens (Wright e van Schaik, 1994). Como a cobertura de nuvens está intimamente associada à precipitação, podemos estabelecer uma relação causal entre a pluviosidade e irradiação solar.

A radiação solar transforma-se em energia térmica causando a variação anual de temperatura na superfície da terra. Outro fator que influencia a temperatura é a umidade do ar que está intimamente relacionada à precipitação. A associação da precipitação às estações quentes no cerrado leva a uma covariação positiva com o fotoperíodo.

As relações entre os fatores climáticos e a fenologia floral da comunidade de Asteraceae serão as hipóteses testadas neste trabalho. Assim como as relações entre os insetos endófagos e a precipitação, o fotoperíodo, a temperatura e a fenologia da comunidade de Asteraceae. A precipitação e o índice de abundância de insetos foram transformados pela raiz quadrada e a temperatura média foi elevada ao quadrado para estarem de acordo com o pressuposto de normalidade.

RESULTADOS

Fatores climáticos

A precipitação total durante o período de estudo foi de 1472 mm concentrando-se entre novembro de 2001 a março de 2002 (Figura 1A). Durante esse período a precipitação foi de 1058mm (72% da precipitação no ano). Esta associação entre a precipitação e a estação quente leva a correlações positivas deste fator com o fotoperíodo e conseqüentemente com a temperatura (Tabela 1). Durante o período de estudo a temperatura média variou entre 24,9 °C a 13,9 °C, enquanto que a mínima foi 0,9 °C e a máxima foi de 35 °C (Figura 1D).

A radiação solar não teve uma correlação significativa com a precipitação (Tabela 1), embora exista uma relação causal entre estes dois fatores, já que em épocas de precipitações intensas a nebulosidade é maior, bloqueando parte da radiação solar que poderia chegar até as plantas.

Fenologia da Comunidade de Asteraceae

Durante o período de estudo registrei 32 espécies de Asteraceae na área, das quais nove foram registradas somente fora das transeções (Tabela 2). A comunidade de Asteraceae teve uma grande dominância de arbustos (Figura 2). As espécies mais abundantes foram *Gochnatia barrosii* e *Chromolaena odorata* (Tabela 2). Embora a maior riqueza de espécies foi de herbáceas com 49% das 32 espécies, os picos de número de arbustos nas transeções totalizaram 88% da soma total dos picos de abundância de toda a comunidade. Como as espécies mais abundantes estão presentes em mais datas de coleta, a variação da riqueza de plantas em flor é influenciada principalmente por elas. Portanto, os arbustos foram os principais responsáveis pela variação da produção de capítulos ao longo do ano.

Os picos de riqueza e abundância de Asteraceae em flor ocorreram em abril de 2002, enquanto que no período entre outubro e dezembro de 2001 somente dois indivíduos em flor foram registradas nas transeções (Figura 3A e 3B). A máxima diversidade de Asteraceae em flor foi registrada em março e em abril de 2002 (Figura 3C) no início da

estação seca. Enquanto que a produção de capítulos teve um pico no final de agosto de 2001 (Figura 3D), devido à alta produção de capítulos apresentada pela espécie *Gochnatia barrosii*.

A tribo Eupatorieae teve a maior intensidade de floração da comunidade no início do outono. Esta tribo teve nove espécies amostradas nas transeções (Tabela 2) e um pico de sete espécies no final de abril de 2002. Nesta mesma data, foi registrada a abundância máxima de 110 plantas nas transeções para a tribo Eupatorieae (Figura 4B). As demais tribos tiveram maiores números de plantas em flor em outros períodos do ano. A tribo Vernonieae foi mais expressiva em riqueza do que em abundância, atingindo um pico de quatro espécies em agosto de 2001, somando um total de sete espécies (Tabela 2) e um pico de abundância em maio (Figura 4C). A tribo Mutisieae foi a mais abundante, sendo representada somente por três espécies, com um pico de 111 plantas contadas nas transeções no final de agosto de 2001 (Figura 4D). Outra tribo importante foi a Astereae que floresceu logo após o início da época de chuvas (Figura 4E), embora tenha baixa abundância e riqueza, *Baccharis dracunculifolia* e *Conyza bonariensis* foram as principais hospedeiras de algumas espécies de Lepidoptera.

Comunidade de insetos endófagos

Durante o período de estudo foram coletadas 1456 amostras de capítulos para a criação de insetos endófagos. O número de amostras para a criação dos insetos endófagos variou conforme a abundância de Asteraceae em flor no decorrer do estudo. O período que concentrou a maior parte das amostras ocorreu entre março a junho de 2002 (65% do total) com um pico no final de abril.

Os dípteros foram os insetos endófagos mais abundantes com 6.407 indivíduos criados pertencentes a três famílias: Tephritidae (4.350 indivíduos), Cecidomyiidae (1.836 indivíduos) e Agromyzidae (221 indivíduos). Estes insetos tiveram alta abundância nos períodos de fevereiro a maio e de julho a agosto (figura 5A). Os coleópteros apionídeos foram o segundo grupo mais abundante com 2.012 indivíduos criados, ocorrendo somente nos meses de abril a julho com um pico no meio de maio (figura 5B). Isto ocorreu devido à associação restrita destes insetos com determinadas espécies de plantas (ver capítulo 2). Os

lepidópteros foram mais abundantes nos períodos de janeiro a março e de maio a junho com um total 467 indivíduos (figura 5C). A variação da abundância total de insetos endófagos de capítulos foi um reflexo direto da variação da abundância de dípteros, por estes serem os mais abundantes (Figura 6).

A riqueza total de insetos endófagos acompanhou a variação da fenologia floral tendo o maior número de espécies em maio de 2002 (Figura 7). Este pico está associado à fenologia floral da tribo Eupatorieae. Em julho, houve uma queda na riqueza de endófagos, seguido de novo aumento em agosto, com o início da floração das espécies do gênero *Gochmatia* (Figura 7).

Relações entre fatores climáticos, fenologia da comunidade de Asteraceae e insetos endófagos

Há uma defasagem entre a oscilação dos fatores climáticos e a fenologia floral da comunidade de Asteraceae. Conseqüentemente, quando são feitas as correlações defasando progressivamente a fenologia em relação aos fatores climáticos há uma aumento do coeficiente de correlação de Pearson (figura 8). As maiores correlações entre a riqueza de Asteraceae e os fatores climáticos foram atingidas com uma defasagem de cinco meses para temperatura (mínima e média), radiação solar e fotoperíodo e de três meses e meio para precipitação. A produção de capítulos apresentou maiores correlações com uma defasagem de cinco meses e meio em relação à radiação solar e temperatura, seis meses para precipitação e 6 meses e meio para o fotoperíodo (figura 8). Esta defasagem pode ocorrer devido à dependência da floração de outras fenofases, como a produção de folhas, que está associada à aquisição de carbono, ou a germinação, que está diretamente relacionada ao sucesso de estabelecimento das plantas.

A análise de rota mostrou que todas as relações entre os fatores climáticos foram significativas (figura 9). A fenologia floral da Comunidade de Asteraceae teve somente a riqueza de plantas associada a variações de alguns fatores climáticos (Tabela 3). O fotoperíodo foi o principal fator que teve associação direta com a variação da riqueza de Asteraceae em flor, apresentando um coeficiente de rota de $-1,405$. Embora sejam plantas de estações frias, a temperatura teve uma associação direta positiva com a variação do

número de espécies em flor. A análise de rota mostrou um coeficiente de 0,855 para este fator. A radiação solar e a precipitação não tiveram relação significativa, tendo somente relações indiretas com a riqueza por meio da temperatura. Estes fatores climáticos explicaram 75 % da variação da riqueza de plantas em flor (Tabela 4A).

Já a produção de capítulos não teve relação direta com os fatores climáticos. A variação no número de capítulos da comunidade de Asteraceae esteve diretamente relacionada somente à riqueza de Asteraceae (Figura 9) com um coeficiente de rota de 0.577. Este modelo explicou 71% da variação da produção de capítulos ao longo do ano (Tabela 4B).

A variação da abundância de insetos esteve relacionada somente com o fotoperíodo com o coeficiente de rota de -0.889 (Tabela 3). As demais variáveis não tiveram nenhum tipo de relação significativa, tanto direta quanto indireta, com a abundância de insetos. O modelo escolhido explica 46% da variação da abundância destes insetos (Tabela 5A). Já a variação de riqueza de endófagos esteve relacionada ao fotoperíodo, temperatura, produção de capítulos e riqueza de asteraceae em flor (Figura 9B). Novamente o fotoperíodo teve o maior coeficiente de rota: $-0,559$, seguido pela temperatura ($0,435$), produção de capítulos ($0,394$) e riqueza de plantas em flor ($0,353$). Estas variáveis explicam 87% da variação da riqueza de insetos ao longo do ano (Tabela 5B). Isso sugere que a riqueza de insetos está relacionada tanto aos fatores climáticos quanto aos recursos. A precipitação não teve nenhuma influência direta sobre a fenologia floral da comunidade de Asteraceae nem sobre a comunidade de insetos endófagos, embora a precipitação esteja correlacionada com fotoperíodo que é o fator principal relacionado com a fenologia das plantas e com a comunidade de insetos endófagos de capítulos.

Os modelos de análise de rota explicam a estrutura de correlações entre todos os fatores analisados. Ou seja, as equações estruturais, que representam os modelos escolhidos a priori, fornecem matrizes de correlações entre as variáveis que não diferem das correlações observadas (abundância de insetos: RMSEA = 0.000, $p = 0.682$; riqueza de endófagos: RMSEA = 0.000, $p = 0.677$).

DISCUSSÃO

Fenologia floral da comunidade de Asteraceae

A fenologia floral da comunidade de Asteraceae teve relação negativa com o fotoperíodo, mostrando que estas plantas florescem principalmente no outono e no inverno. No estudo de Mantovani e Martins (1988) realizado na mesma reserva, foi encontrado um padrão diferente para toda a comunidade que atingiu o pico de espécies em flor no mês de janeiro e tendo um mínimo em julho. Os autores observaram correlações positivas entre o número de espécies em flor e as variáveis climáticas: precipitação média mensal, temperatura média e fotoperíodo (Mantovani e Martins 1988). Este mesmo padrão foi encontrado por Batalha et al. (1997) no cerrado localizado no município de Pirassununga, Estado de São Paulo. Provavelmente, esta diferença ocorreu devido ao recorte taxonômico feito neste estudo. Segundo Wright e Calderón (1995) a época de floração é uma característica sujeita a restrições filogenéticas, de modo que espécies da mesma família são mais semelhantes na época de floração que espécies de famílias diferentes. Entretanto quando considerada somente a fenologia das espécies de Asteraceae no trabalho de Mantovani e Martins (1993) o padrão de floração da fenologia da comunidade mantém-se o mesmo, com um pico de espécies em flor em janeiro e o mínimo em julho.

Apesar de existir uma relação negativa da floração de Asteraceae com fotoperíodo, a comunidade de Asteraceae mostrou que a variação da riqueza de espécies em flor está associada positivamente com temperatura média. Além dos trabalhos citados acima, a relação do número de espécies com a temperatura média foi encontrada em áreas onde não há forte sazonalidade da temperatura (p ex: Morellato et al. 1989, 2000 e Morellato 1991). A ocorrência de temperaturas muito baixas ou mesmo o congelamento (geadas) restringem a floração e o crescimento vegetativo a alguns períodos do ano (Morellato et al. 2000).

As respostas da fenologia das plantas aos fatores climáticos variam conforme o hábito das plantas estudadas (Monastério e Sarmiento, 1976). As plantas herbáceas são mais dependentes da disponibilidade de água, enquanto que este fator não influencia arbustos e árvores com raízes profundas no cerrado (Monastério e Sarmiento, 1976). O fato da precipitação não ter influência direta na variação da riqueza de espécies de Asteraceae

em flor pode-se dever à atual dominância de arbustos nesta comunidade. Em fisionomias mais abertas onde a abundância de herbáceas é maior, a precipitação poderá ter maior efeito na variação da riqueza de plantas em flor.

A associação da fenologia das plantas ao fotoperíodo pode-se dever à alta correlação deste fator com a precipitação. Embora talvez não influencie diretamente a fenologia floral, o fotoperíodo pode ser utilizado como indicador para a época de floração que garanta um maior sucesso reprodutivo. Segundo Oliveira (1998), as plantas lenhosas têm suas fenofases ajustadas ao período de estabelecimento de plantas novas, já que este parece ser rigidamente determinado pelas condições ambientais. As plântulas não têm acesso à água nos meses de seca, tendo uma janela temporal para o estabelecimento na época das chuvas. A dormência de sementes é um dos mecanismos que permite a sincronização da germinação das plantas com as estações chuvosas (Frankie et al. 1974). Entretanto, a dormência é pouco freqüente em espécies anemocóricas de cerrado (Oliveira 1998). Outro mecanismo que permitiria essa sincronização seria o ajuste da época de frutificação e de floração. Como a família Asteraceae é predominantemente anemocórica a época de floração poderia estar ocorrendo em função da época de melhor desenvolvimento de novas plantas.

Comunidade de insetos

Ao contrário de trabalhos que mostram o aumento da abundância na estação chuvosa (Wolda 1978, Murali e Sukumar 1993) os insetos endófagos de capítulos tiveram sua maior abundância no final da estação chuvosa e início da estação seca. Segundo Wolda (1988) em ambientes tropicais, onde a temperatura é relativamente constante ao longo do ano, a precipitação pode ter um efeito indireto nas mudanças sazonais de populações de herbívoros devido ao aumento da produção de folhas. Entretanto, a análise de rota não mostrou relações dos insetos com os fatores climáticos, com exceção do fotoperíodo, ou mesmo relações indiretas por meio da produção de recursos. Esta falta de relação com os fatores climáticos pode ser devida a endofagia dos insetos estudados. O tecido vegetal do capítulo fornece proteção contra a dessecação e variações extremas de temperatura. Conseqüentemente, os únicos fatores que influenciariam a variação da abundância de

insetos seriam a presença de recurso ou o ataque por inimigos naturais. Moraes et al. (1999) mostraram que a abundância de lagartas no cerrado é maior na primeira metade da estação seca enquanto que na estação úmida ocorre uma baixa abundância. Segundo Marquis et al. (2002) esse padrão pode ser explicado pela produção de folhas. No início da estação chuvosa ocorre a produção de folhas novas pelas plantas do cerrado sendo que grande parte das espécies produz folhas pubescentes, tornando-as difíceis de serem consumidas pelas lagartas logo no início da época de produção de folhas.

Mesmo que a variação da abundância destes insetos não tenha mostrado relação com a variação da produção de capítulos, o padrão de abundância de insetos pode estar relacionado à fenologia floral das tribos de Asteraceae. Os insetos apresentaram três picos durante o estudo. Provavelmente, este padrão ocorreu devido à segregação temporal dos eventos de floração das diferentes tribos de Asteraceae e à estreita relação dos dípteros com as hospedeiras (capítulo 2). Os endófagos de capítulos são monófagos ou oligófagos que se alimentam preferencialmente dentro de uma tribo ou gênero de hospedeiras (Prado 1999, Prado et al. 2002). Estes picos de abundância de insetos representam comunidades com poucas espécies em comum, que seriam as espécies de insetos que conseguem estar presente por um período mais extenso durante o ano e em hospedeiras de tribos diferentes. Então, a seqüência de floração das tribos (Astereae, Eupatorieae e Mutisieae, respectivamente) é responsável por sustentar estas diferentes comunidades de insetos em seus respectivos períodos de floração.

A variação da abundância dos insetos também pode ser influenciada pelo ataque por parasitóides. Moraes et al. (1999) propuseram a relação entre a baixa abundância de predadores e parasitóides e a alta abundância de lagartas no cerrado no início da estação seca. Esta última hipótese poderia também explicar a variação da abundância dos insetos endófagos de capítulos, já que o ataque por parasitóides é bem freqüente neste sistema (Romstöck-Völkl 1990, Dias 2003).

A variação da riqueza de insetos esteve relacionada ao fotoperíodo, à temperatura, produção de capítulos e à riqueza de plantas em flor. Estes resultados estão de acordo com os trabalhos realizados por Siemann (1998), que mostrou uma relação positiva entre a produtividade de uma comunidade de plantas com a riqueza de artrópodes e por Siemann *et*

al.(1998) e Haddad *et al.* (2001) que mostraram que a riqueza geral de espécies de artrópodes é determinada pelo número de espécie de plantas.

Embora os fatores climáticos não mostrem relações diretas ou indiretas com a abundância de insetos endófagos, com exceção do fotoperíodo, a riqueza de insetos teve relações tanto com os fatores climáticos quanto com a variação temporal dos recursos. Como a riqueza de espécies é um dos principais componentes da diversidade, as alterações climáticas globais terão efeitos sobre a diversidade de insetos herbívoros, além de seus efeitos sobre a fenologia das plantas. Portanto, as alterações climáticas afetarão as comunidades de fitófagos tanto por via direta quanto indireta por meio da fenologia das plantas, levando a alterações nas interações entre os insetos endófagos e entre insetos e plantas. Para gerar previsões mais precisas são necessários estudos mais extensos com comparações interanuais e o acompanhamento da dinâmica dos inimigos naturais. Estes estudos deverão estabelecer mais fortemente as relações das populações e comunidade de herbívoros com os fatores climáticos e com os recursos.

REFERÊNCIAS

- Aide, T. M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24(4):532-537.
- Alencar, J. C.; Almeida, R. A. e Fernandes, N. P. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9(1):63-97.
- Almeida, A. M. 1997. Padrões de co-ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae). Tese de Mestrado, Unicamp, Campinas.
- Batalha, M. A.; Aragaki, S. e Mantovani, W. 1997. Variações fenológicas das espécies do cerrado em Emas (Pirassununga, SP). *Acta bot. bras.* 11(1):61-78.
- Colwell, R.K. (2000). EstimateS version 6.0. <http://www.viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Dias, A. T. C. 2003. Efeito da disponibilidade de recursos em um sistema com três níveis tróficos. Dissertação de Mestrado, Unicamp, Campinas.
- Feeny, P. P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In: Biochemical Interactions between Plants and Insects (Wallace, J. e Mansell, R., eds) . Rec. Adv. Phytochem. 10:1-40.
- Foote, R. H. 1980. Fruit fly genera south of the United States. U.S. Department of Agriculture, Technical Bulletin 1600, 79pp.
- Frankie, G. W.; Baker, H. G. e Opler, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-913.
- Gagné, R. J. 1994. The gall midges of the Neotropical region. Ithaca, *Cornell Univertisy Press* 352pp.
- Gomez, J.M., Zamora, R. 2000. Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Naturalist* 155 (5): 657-668.

- Grace, J. B. e Pugsek, B. H. 1998. On the use of path analysis and related procedures for the investigation of ecological problems. *American Naturalist* 152:151-159.
- Haddad, N. M.; Tilman, D.; Haarstad, J.; Ritchie, M. e Knops, M. H. 2001. Contrasting effects on plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *American Naturalist* 158(1):17-35.
- Inouye, D. W., Morales, M. A. e Dodge, G. J. 2002. Variation in timing and abundance of flowering by *Delphinium barbeyi* Huth (Ranunculaceae): the roles of snowpack, frost, and La Niña, in the context of climate change. *Population Ecology* 130:543-550.
- Intachat, J.; Holloway, J. D. e Staines, H. 2001. Effects of weather and phenology on the abundance and diversity of geometroid moths in a natural Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 17:411-429.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central América. *Evolution* 21(3):620-637.
- Kerslake, J. E. e Hartley, S. E. 1997. Phenology of winter moth feeding on common heather: effects of source population and experimental manipulation of hatch dates. *Journal of Animal Ecology* 66:375-385.
- Lewinsohn, T. M. 1991. Insects in flower heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a case study on tropical species richness. In *Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes and W. W. Benson, eds) pp. 525-559. New York, *John Wiley & Sons*.
- Mantovani, W. e Martins, F. R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 11:101-112.
- Mantovani, W. e Martins, F. R. 1993. Florística do cerrado na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP. *Acta bot. bras.* 7(1):33-60.

- Marquis, R. J.; Morais, H. C. e Diniz, I. R. 2002. Interaction among cerrado plants and their herbivores: unique or typical? In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (Oliveira, P. S. e Marquis, R. J., eds) pp. 306-328. New York, *Columbia University Press*.
- Mitchell, R. J. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modeling. *Functional Ecology* 6:123-129.
- Mitchell, R. J. 2001. Path analysis: pollination. páginas 217-234 in S. M. Scheiner e J. Gurevitch. eds. *Design and analysis of ecological experiments*. New York, *Chapman & Hall*.
- Monasterio, M. e Sarmiento, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semideciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3:325-356.
- Morais, H. C.; Diniz, I. R. e Silva, D. M. S. 1999. Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* 47(4):1025-1033.
- Morellato, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Unicamp, Campinas.
- Morellato, L. P. C.; Rodrigues, R. R.; Leitão-Filho, H. F. e Joly, C. A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 12(1/2):85-98.
- Morellato, L. P. C.; Talora, D. C.; Takahashi, A.; Bencke, C. C.; Romera, E. C. e Zipparo, V. B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32(4b):811-823.
- Murali, K. S. e Sukumar, R. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous Forest, southern India. *Oecologia* 94:114-119.

- Oliveira, P. E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. In Cerrado: Ambiente e Flora (Sano, S. M. e Almeida, S. P. eds) pp. 169-192. Planaltina-DF. *Embrapa*.
- Prado, P.I.K.L 1999. *Determinantes de ampla escala das associações entre insetos e plantas: tefritídeos (Diptera) endófagos de capítulos de asteráceas*. Tese de Doutorado, Unicamp, Campinas.
- Prado, P.I.K.L.; Lewinsohn, T. M.; Almeida, A. M.; Norrbom, A. L.; Buys, B. D.; Macedo, A. C. e Lopes, M. B. 2002. The fauna of Tephritidae (Diptera) from capitula of Asteraceae in Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104(4): 1007-1028.
- Rathcke, B. e Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73(2):164-174.
- Romstock-Volkl, M. 1990. Host refuges and spatial patterns of parasitism in an endophytic host parasitoid system. *Ecological Entomology* 15(3):321-331.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43(1):77-86
- Shipley, B. 1999. Testing causal explanations in organismal biology: causation, correlation and structural equation modelling. *Oikos* 86(2):374-382.
- Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79(6):2057-2070.
- Siemann, E.; Tilman, D.; Haarstad, J. e Ritchie, M. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* 152(5):738-750.
- Strong, D. R., Jr.; Lawton, J. H. e Southwood, R. 1984. *Insects on Plants. Community Patterns and Mechanisms*. Oxford. *Blackwell Science Publications*.

- Systat 1997. *Statistics. Version 7.0 for Windows*. Chicago, SPSS, Inc, 734p.
- Systat. 1998. *Version 8.0*. Chicago, SPSS, Inc.
- van Schaik, C. P.; Terborgh, J. W. e Wright, S. J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- Wolda, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist* 112:1017-1045.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:1-18.
- Wright, S. J. 1991. Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest. *Ecology* 72(2):1643-1657.
- Wright, S. J. e Calderon, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phonologies. *Journal of Ecology* 83(2): 937-948.
- Wright, S. J. e van Schaik, C. P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* 143(1):192-199.
- Yukawa, J. 2000. Synchronization of gallers with host plant phenology. *Population Ecology* 42(2): 105-113.

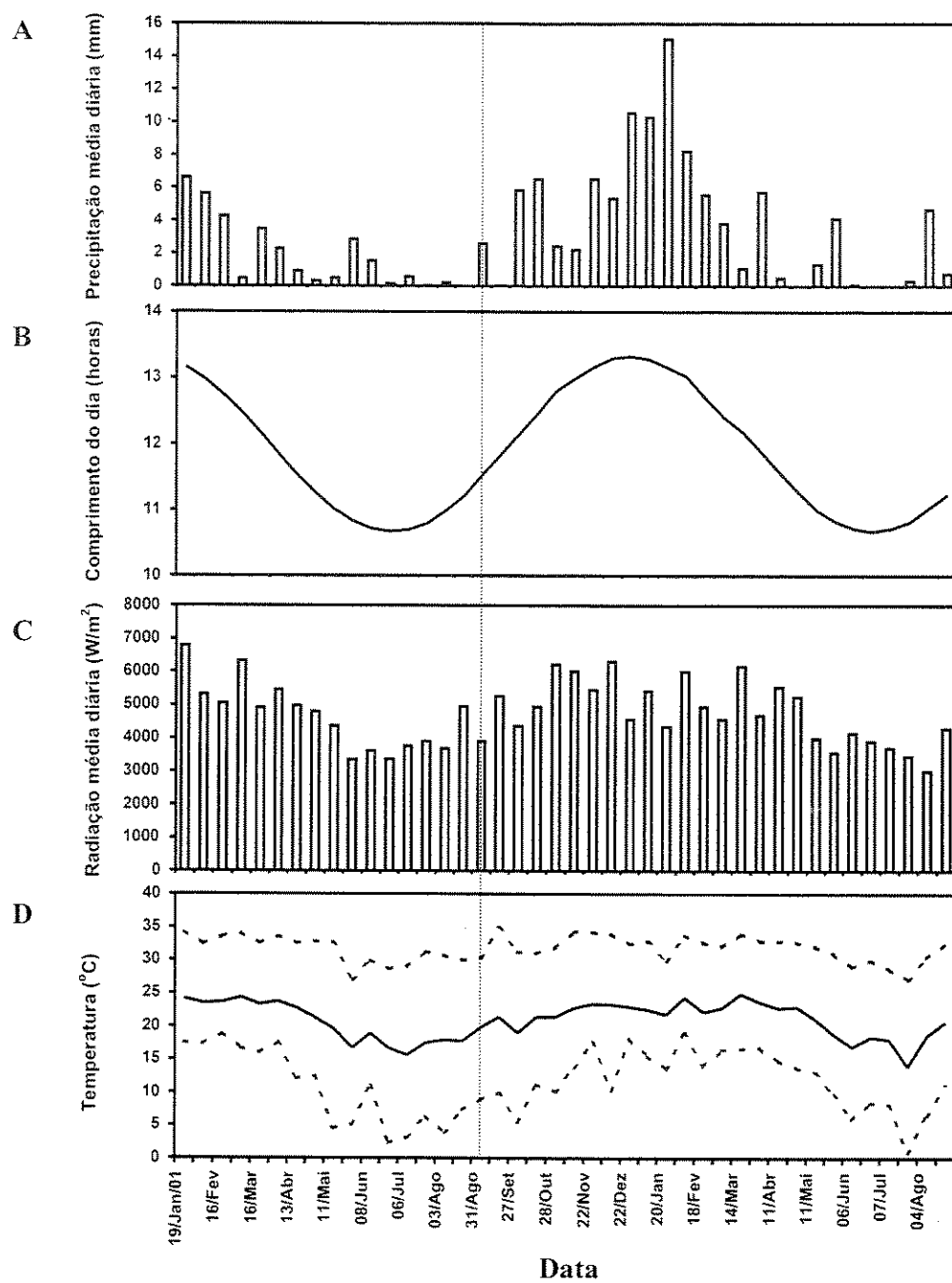


Figura 1: Variação dos fatores climáticos no período de 19 de janeiro de 2001 a 4 de agosto de 2002. A linha tracejada indica o início do período de estudo. A: precipitação média diária, B: fotoperíodo, C: radiação solar e D: temperaturas (média, máxima e mínima).

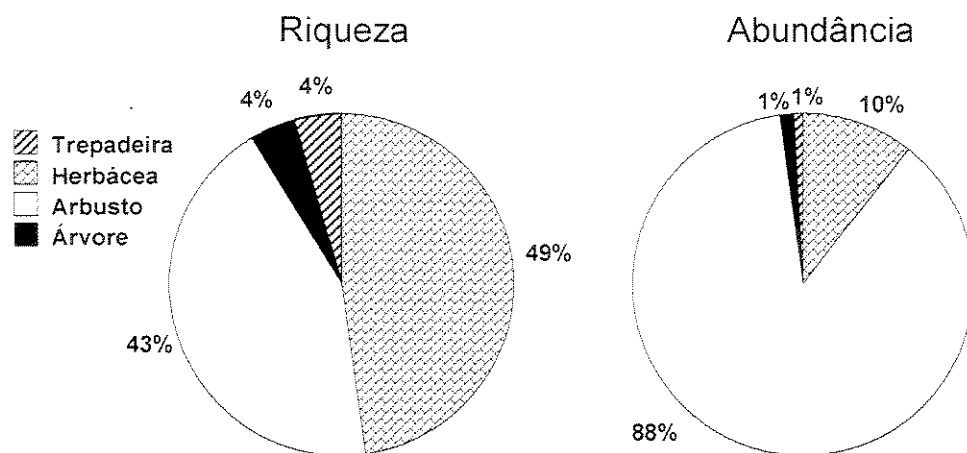


Figura 2: Diagrama de porcentagem da riqueza e do pico do número de plantas nas transeções para cada estrato que compõe a comunidade de Asteraceae.

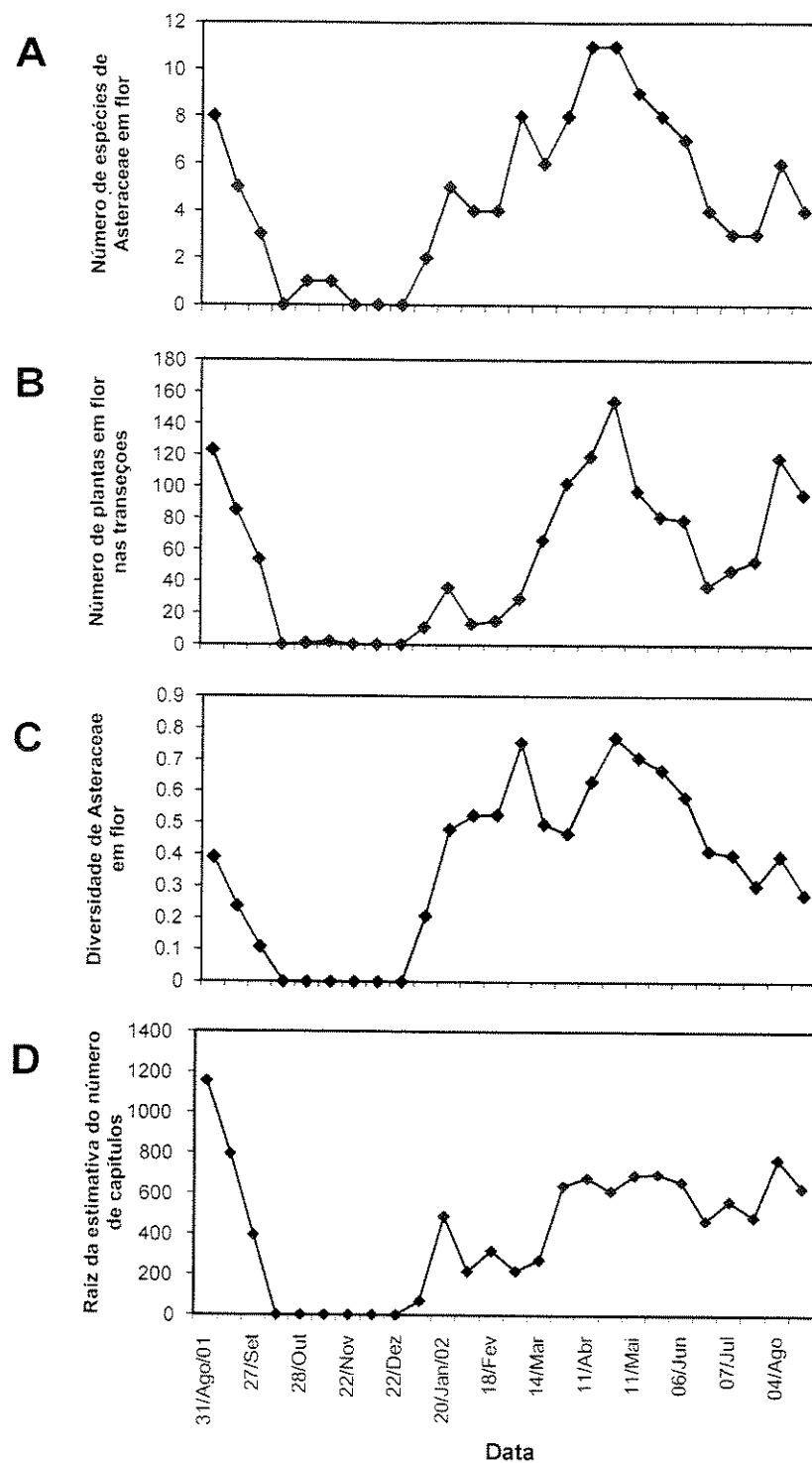


Figura 3: Variação da fenologia floral da comunidade de Asteraceae. A: riqueza, B: número de indivíduos contados nas transeções. C: diversidade (H') e D: disponibilidade de capítulos durante o período de 31 de agosto de 2001 a 16 de agosto de 2002.

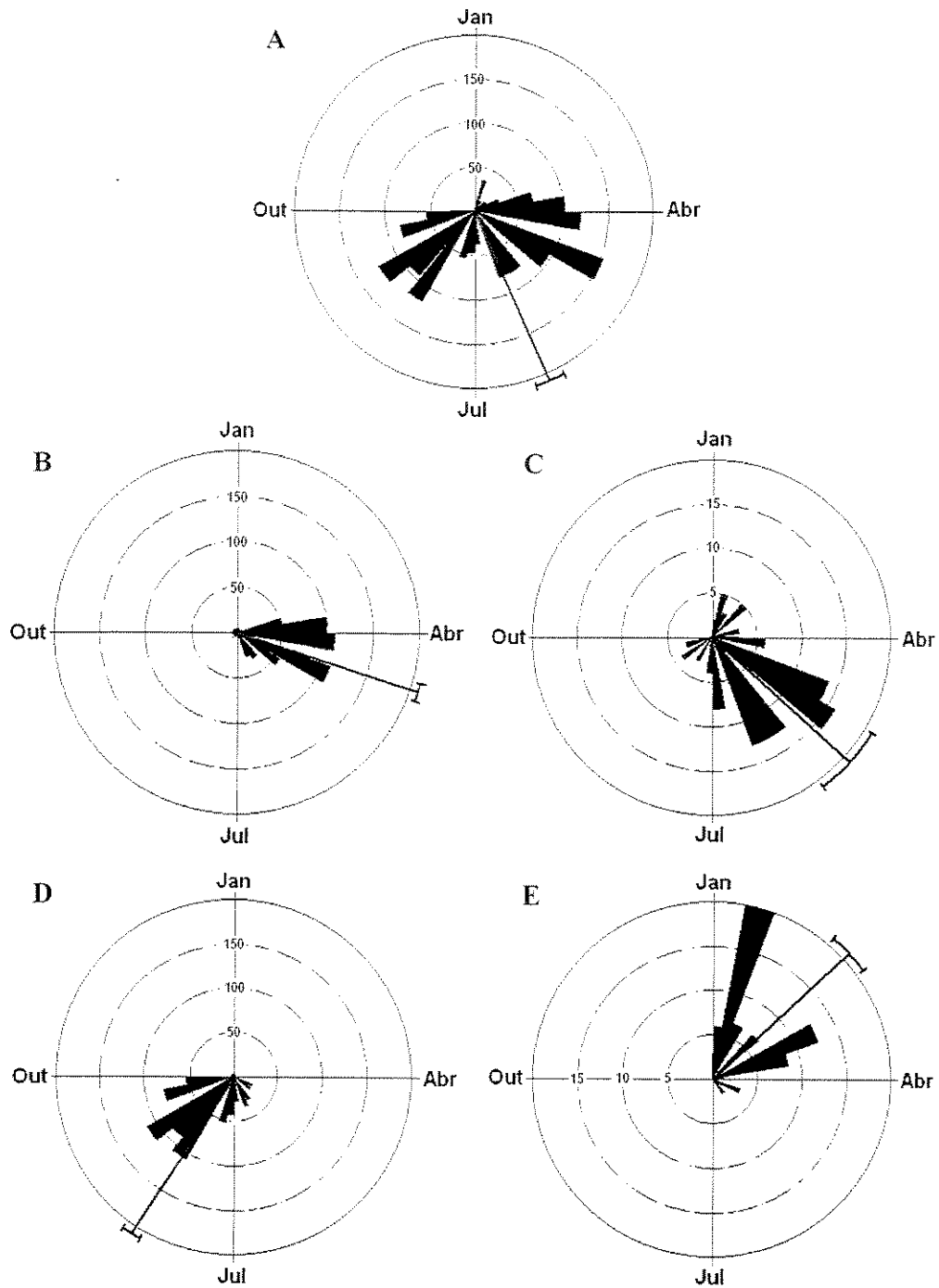


Figura 4: Variação no número estimado de indivíduos de cada tribo de Asteraceae nas transeções, no o período de 31 de agosto de 2001 a 16 de agosto de 2002. Note que a escala radial não é constante entre os gráficos. A: Comunidade; B: Eupatorieae; C: Vernonieae; D: Mutisieae e E: Astereae. A linha vermelha representa o vetor médio e o limite de confiança de 95%.

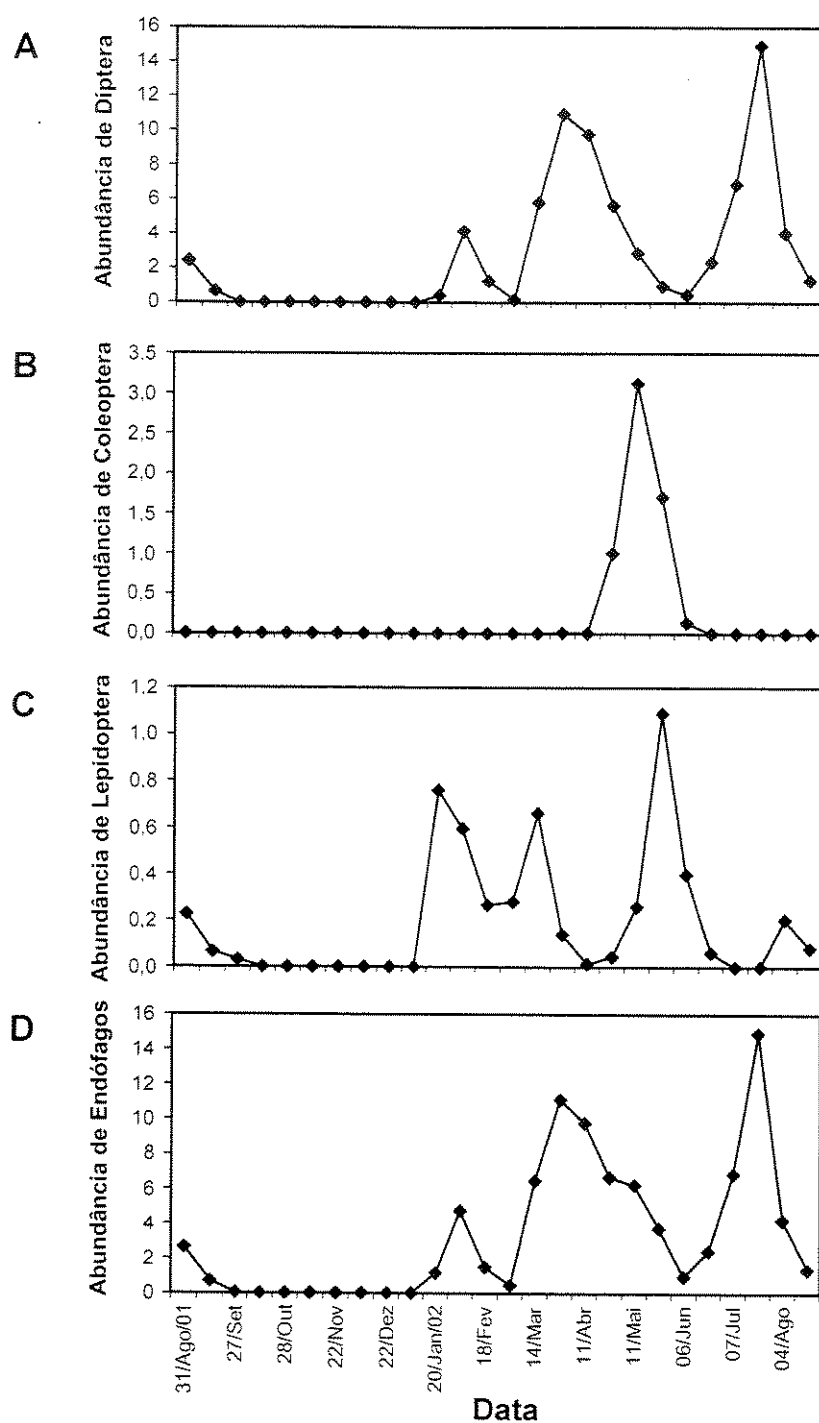


Figura 5: Variação no índice de abundância dos insetos endófagos durante o período de 31 de agosto de 2001 a 16 de agosto de 2002. A: Diptera. B: Coleoptera. C: Lepidoptera e D: Todos os insetos endófagos.

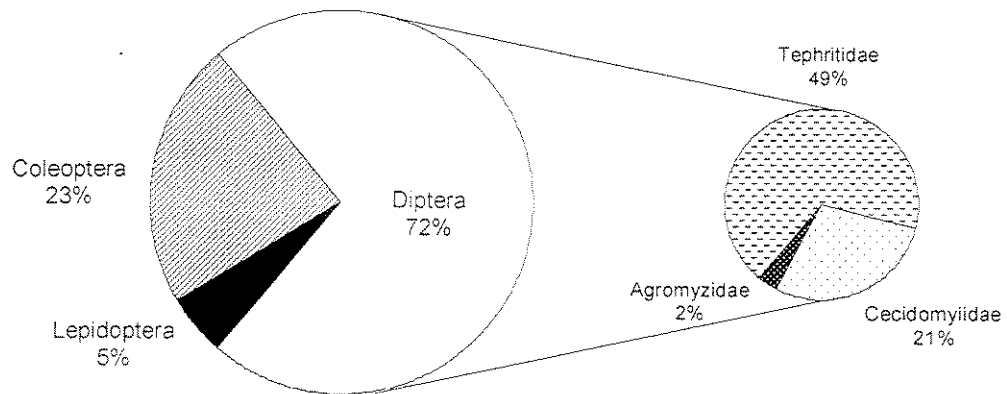


Figura 6: Porcentagem do número de indivíduos criados entre os grupos de insetos endófagos.

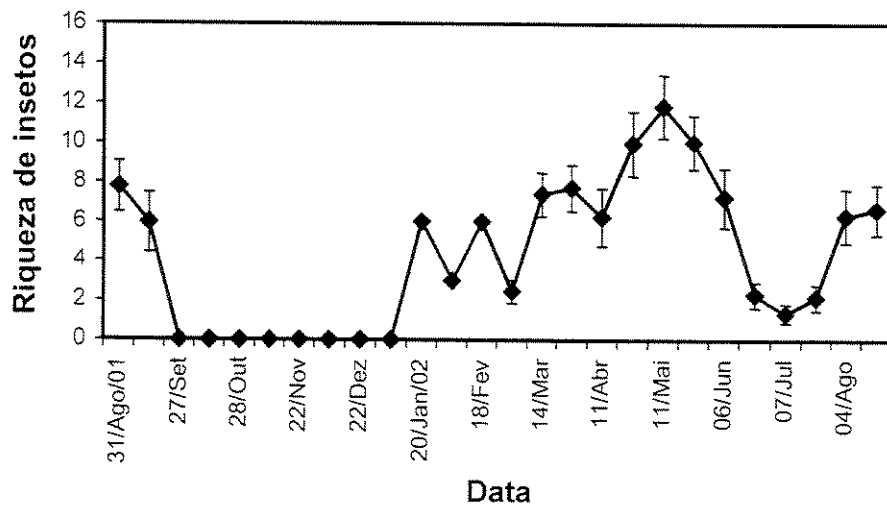


Figura 7: Variação na riqueza de insetos endófagos corrigidos por curvas de rarefação.

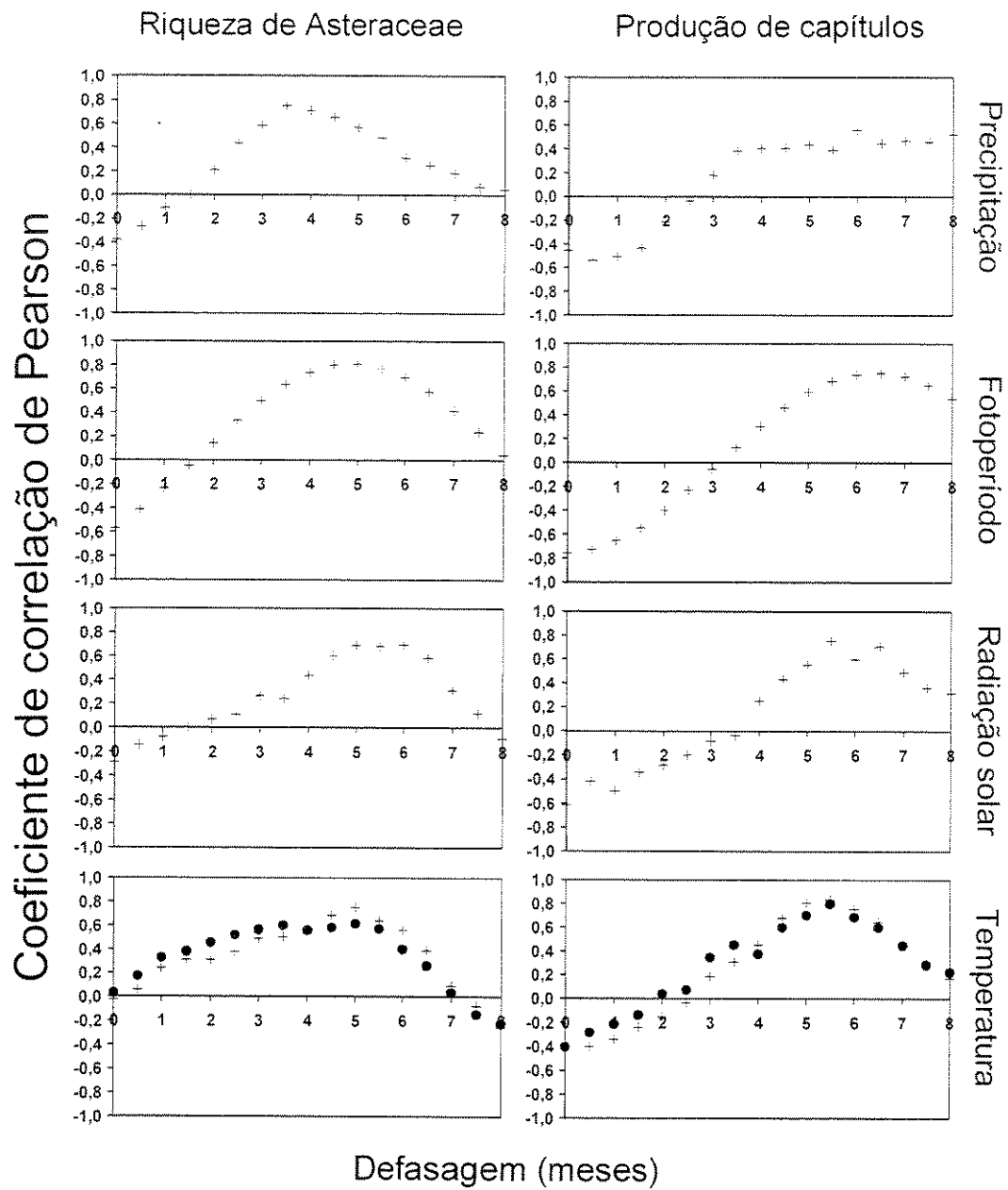


Figura 8: Variação do coeficiente de correlação de Pearson em função do deslocamento temporal da variação da fenologia floral da comunidade de Asteraceae em relação à variação dos fatores climáticos. Os gráficos inferiores estão representando a temperatura mínima (●) e temperatura média (+).

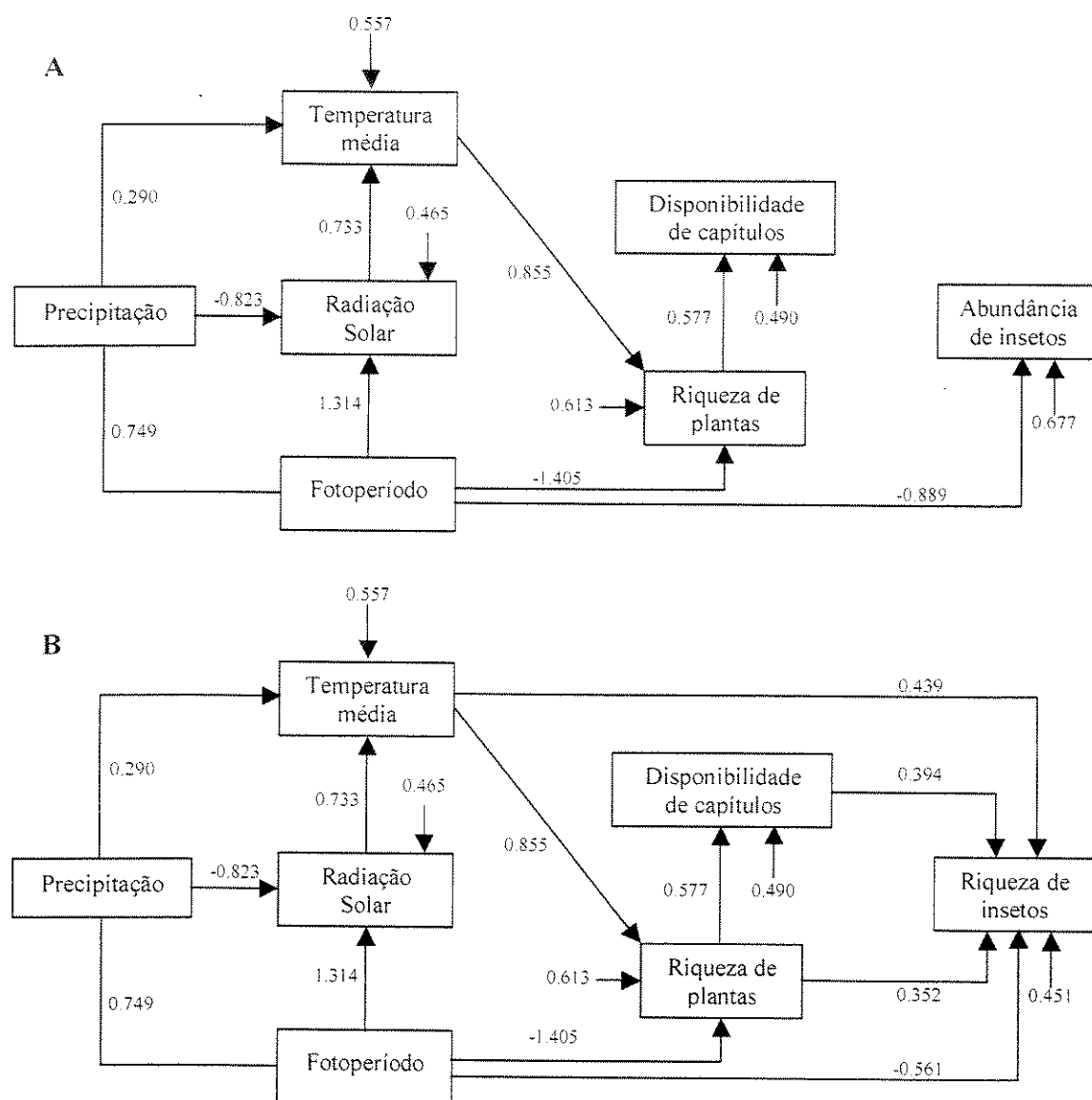


Figura 9: Diagrama de análise de rota com coeficientes de rota padronizados para abundância de insetos (A) e riqueza de insetos (B). Estão incluídas somente as rotas que são estatisticamente significativas. As setas mostram as relações causais entre os fatores. A linha sem setas mostra uma simples correlação sem relação causal direta e as setas soltas são as variáveis latentes. Estes modelos de análise de rota fornecem estruturas de correlações que se ajusta às correlações observadas. A: RMSEA = 0.000, $p = 0.682$; B: RMSEA = 0.000, $p = 0.677$.

Tabela 1: Matriz de correlações paramétricas das variáveis climáticas para o período de 18 de janeiro de 2001 a 16 de agosto de 2002. Valores em negrito são significativos para $p < 0,05$ com correção de Bonferroni para comparações múltiplas.

	Precipitação	Radiação	Fotoperíodo	Temperatura média
Radiação	0.252			
Fotoperíodo	0.756	0.749		
Temperatura média	0.478	0.805	0.768	
Temperatura mínima	0.519	0.678	0.719	0.926

Tabela 2: Lista de espécies de plantas registradas durante o período de agosto de 2001 a agosto de 2002. Estão representadas as frequências máximas e o número máximo de plantas nas transeções. *Hábito: (Av) árvore, (A) arbusto, (H) herbácea e (T) trepadeira.

Tribo/Espécie	Hábito*	Abundância máxima	Frequência máxima
Astereae			
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	A	11	0,25
<i>Baccharis tridentata</i> Gaudich.	H	0	0
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	H	21	0,4
Eupatorieae			
<i>Campuloclinium</i> sp1	A	7	0,2
<i>Chromolaena chaseae</i> (B.L.Robinson) R.M.King & H.Robinson	A	3	0,1
<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M.King & H.Robinson	A	0	0
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M.King & H.Robinson	A	64	0,75
<i>Chromolaena pedunculosa</i> (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Robinson	A	43	0,85
<i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M.King & H.Robinson	A	15	0,4
<i>Eupatorieae</i> sp1	H	2	0,1
<i>Grazielia</i> sp1	A	0	0
<i>Koanophyllon</i> sp1	H	1	0,05
<i>Mikania cordifolia</i> Willd.	T	3	0,15
<i>Mikania decumbens</i> Malme	H	1	0,05
<i>Trichogoniopsis adenantha</i> (DC.) R.M.King & H.Robinson	H	0	0
Gnaphalieae			
<i>Achyrocline satureioides</i> Gardn.	H	1	0,05
<i>Gnaphalium</i> sp1	H	0	0
Heliantheae			
<i>Heliantheae</i> sp1	H	2	0,05
<i>Viguiera</i> sp1	H	0	0
Mutisieae			
<i>Chaptalia integerrima</i> (Vell.) Burkart	H	1	0,05
<i>Gochnatia barrosii</i> Cabrera	A	89	0,9
<i>Gochnatia pulchra</i> Cabrera	A	36	0,65
Senecioneae			
<i>Senecio</i> sp1	H	0	0
Vernonieae			
<i>Chresta sphaerocephala</i> DC.	H	1	0,05
<i>Chrysolaena platensis</i> (Spreng.) H.Robinson	H	2	0,1
<i>Lessingianthus bardanioides</i> (Less.) H.Robinson	H	1	0,05
<i>Orthopappus angustifolius</i> Gleason	H	1	0,05
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> Baker	Av	4	0,2
<i>Vernonanthura ferruginea</i> (Less.) H.Robinson	A	1	0,05
<i>Vernonanthura membranacea</i> (Gardner) H.Robinson	A	16	0,5
<i>Vernonieae</i> sp1	H	0	0
<i>Vernonieae</i> sp2	H	0	0

Tabela 3: Coeficientes de análise de rota para a abundância de insetos e riqueza de insetos. Os valores em negrito são estatisticamente significativos ($p > 0,05$). (*) variação não explicada.

	Temperatura média	Radiação solar	Disponibilidade de capítulos	Riqueza de plantas	Abundância de insetos	Riqueza de insetos
Precipitação	0.290	-0.823	-0.093	0.318	0.169	0.240
Temperatura média	0.557*	-	-0.115	0.855	0.339	0.436
Radiação solar	0.733	0.465*	-0.305	-0.030	-	-
Fotoperíodo	-	1.314	-0.061	-1.405	-0.889	-0.561
Disponibilidade de capítulos	-	-	0.490*	-	0.011	0.394
Riqueza de plantas	-	-	0.577	0.613*	0.236	0.352
Abundância de insetos	-	-	-	-	0.677*	-
Riqueza de insetos	-	-	-	-	-	0.451*

Tabela 4: Análise de rota para a variação de riqueza de Asteraceae em flor (A) e disponibilidade de capítulos (B) de acordo com o modelo da figura 4 (Lewinsohn 1991).

A

Variáveis	Coeficientes				Determinação	
	Correlação (r)	Direto (p)	Indireto (i)	Efeito (e = p + i)	Efeito (e x p)	Total (r x p)
Precipitação	-0,370	0,318	-0,268	0,050	0,016	-0,029
Radiação	-0,285	-0,030	0,627	0,597	-0,018	0,008
Temperatura média	-0,029	0,855	-	0,855	0,731	-0,025
Fotoperíodo	-0,569	-1,405	0,823	0,582	-0,818	0,799
R ²					-0,089	0,753

B

Variáveis	Coeficientes				Determinação	
	Correlação (r)	Direto (p)	Indireto (i)	Efeito (e = p + i)	Efeito (e x p)	Total (r x p)
Precipitação	-0,447	-0,093	-0,013	-0,106	0,010	0,042
Radiação	-0,417	-0,305	0,493	0,188	-0,057	0,127
Temperatura média	-0,616	-0,115	0,362	0,247	-0,028	0,071
Fotoperíodo	-0,754	-0,061	-0,335	-0,396	0,024	0,046
Riqueza de plantas	0,747	0,577	-	0,577	0,577	0,431
R ²					0,526	0,717

Tabela 5: Análise de rota para a variação de abundância (A) e riqueza (B) de insetos de acordo com o modelo da figura 4 (Lewinsohn 1991).

A

Variáveis	Coeficientes				Determinação	
	Correlação (r)	Direto (p)	Indireto (i)	Efeito (e = p + i)	Efeito (e x p)	Total (r x p)
Precipitação	-0,365	0	0	0	0	0
Radiação	-0,260	-	-	-	-	-
Temperatura média	-0,205	0	0	0	0	0
Fotoperíodo	-0,522	-0,889	0	-0,889	0,790	0,464
Riqueza de plantas	0,489	0	0	0	0	0
Disponibilidade de capítulos	0,420	0	0	0	0	0
R ²					0,790	0,464

B

Variáveis	Coeficientes				Determinação	
	Correlação (r)	Direto (p)	Indireto (i)	Efeito (e = p + i)	Efeito (e x p)	Total (r x p)
Precipitação	-0,308	0	-0,306	-0,306	0	0
Radiação	-0,332	-	0,684	0,684	0	0
Temperatura média	-0,048	0,439	0,934	1,373	0,603	-0,021
Fotoperíodo	-0,522	-0,561	0,086	-0,475	0,266	0,293
Riqueza de plantas	0,849	0,352	0,227	0,579	0,204	0,299
Disponibilidade de capítulos	0,765	0,394	0	0,394	0,155	0,301
R ²					1,228	0,872

CAPÍTULO 2

DETERMINANTES DE RIQUEZA LOCAL DE INSETOS

ENDÓFAGOS DE CAPÍTULOS ASSOCIADOS A PLANTAS

HOSPEDEIRAS

RESUMO

A riqueza local de insetos fitófagos associados a espécies de hospedeiras pode ser determinada pela abundância de recursos e pelo tempo em que estes estão disponíveis. Entretanto, o isolamento taxonômico pode explicar parte da variação de riqueza de insetos fitófagos associados, ou seja, hospedeiras que co-existem com maior número de espécies taxonomicamente relacionadas terão maiores riquezas de herbívoros associados. Neste trabalho, são testadas as hipóteses de que a abundância de capítulos, o tempo de floração e o número de espécies de hospedeiras co-tribais que co-ocorrem no local (o inverso de isolamento taxonômico) são determinantes de riqueza de insetos endófagos de capítulos associadas às espécies de hospedeiras. Por meio de análise de rota, um método estatístico relacionado com regressão múltipla que inclui correlações entre fatores causais, verificamos que os principais fatores explicativos da variação de riqueza de insetos endófagos foram a produção de capítulos por cada espécie de planta (estimado pelo número de amostras de capítulos obtidos para criação de insetos) e o isolamento taxonômico (64,5% e 9,0% da variação, respectivamente). Como o tamanho amostral é uma variável dependente da abundância de capítulos, foi utilizada a riqueza de endófagos corrigida por curvas de rarefação para examinar correlações com a produção de capítulos e com o tempo de floração. A riqueza de endófagos, corrigida para abundância, mostrou uma correlação marginalmente significativa com a produção de capítulos, enquanto que não houve correlação com o tempo de floração. Por outro lado, hospedeiras que pertencem a tribos localmente melhor representadas têm maior número de insetos endófagos de capítulos. Isso pode ser devido à alta especialização da comunidade de insetos endófagos. Cerca de 66% das espécies de endófagos exploram hospedeiras de apenas uma tribo de Asteraceae. Provavelmente a produção de capítulos determina a riqueza de endófagos dentro de tribos de hospedeiras, enquanto que entre tribos a riqueza é parcialmente determinada pelo número de espécies hospedeiras que co-ocorrem no local.

INTRODUÇÃO

Os primeiros estudos que tiveram o objetivo de investigar os determinantes de riqueza de insetos herbívoros associados a plantas hospedeiras foram realizados em escala regional. Estes trabalhos mostraram que a distribuição geográfica é o principal determinante da riqueza de fitófagos associados (Southwood 1961, Lawton e Schröder 1977, Strong *et al.* 1977, Kennedy e Southwood 1984). Para explicar essa relação espécie-área surgiram diversas hipóteses (ver Strong *et al.* 1984, Lewinsohn 1991). Os estudos de Cornell (1985), Zwölfer (1987) e Lewinsohn (1988, 1991) investigaram estas hipóteses por meio da compreensão das relações entre diversidade local e regional. Segundo Cornell e Lawton (1992), as escalas local e regional podem ser identificadas em função da predominância de processos ecológicos e biogeográficos, respectivamente.

A densidade de recursos disponibilizada pelas plantas determina a riqueza de insetos herbívoros, por meio de dois processos locais: (1) a frequência de encontro entre herbívoro e planta hospedeira e (2) o tamanho da desova por planta das diferentes espécies de insetos (Straw e Iudlow 1994). A frequência de encontro é determinada em grande parte pela abundância das hospedeiras e a biomassa das plantas determinará o tamanho da prole de insetos herbívoros. Devido a esses processos, os insetos herbívoros necessitam de uma abundância mínima de recursos para garantir a sobrevivência da população local (MacArthur 1972). Esta abundância mínima será diferente para cada espécie de inseto herbívoro, já que cada espécie tem sua história de vida própria. Conseqüentemente, haverá uma relação positiva entre a biomassa produzida pelas espécies de hospedeiras e a riqueza de insetos herbívoros (Straw e Iudlow 1994).

A duração do período em que os recursos estão disponíveis para os herbívoros também pode determinar a riqueza de herbívoros associados. Plantas que disponibilizam folhas, flores ou frutos por um longo período têm maior probabilidade de serem encontradas por um herbívoro do que plantas com produção explosiva de recursos. Segundo Feeny (1976) e Rhoades e Cates (1976) esse tipo de plantas, mais aparentes (no espaço e no tempo), desenvolveram certos compostos químicos para defesa contra herbivoria. A eficiência destes compostos depende da sua concentração, por isso essas defesas são chamadas de quantitativas e são mais difíceis de serem superadas por

herbívoros, mesmo por especialistas. De acordo com essas hipóteses, a riqueza de espécies de herbívoros deveria ser menor em plantas com maior tempo de exposição dos órgãos, devido à restrição à herbivoria causada por tais compostos. Entretanto, Basset e Burckhardt (1992) encontraram uma relação positiva entre o tempo de produção de recursos pelas hospedeiras e a riqueza de insetos herbívoros associados.

Outro fator que pode explicar parte da variação da riqueza local de insetos associados à plantas hospedeiras, são as plantas relacionadas taxonomicamente que coexistem no local. O chamado “isolamento taxonômico” é outro fator que pode explicar a riqueza de herbívoros associados em escala local (Lewinsohn 1991). Plantas que são taxonômica e quimicamente distintas de outras plantas da área terão um menor número de herbívoros associados que plantas simpátricas relacionadas taxonomicamente (Connor *et al.* 1980, Lewinsohn 1991). A maioria das espécies de insetos utiliza um número muito restrito de plantas hospedeiras que geralmente compartilham compostos químicos (Bernays 2000). Desse modo, espécies de plantas taxonomicamente relacionadas podem ser incluídas na gama de hospedeiras de um herbívoro mais freqüentemente do que plantas taxonomicamente diferentes (Southwood 1961).

O objetivo deste trabalho é identificar características das populações e da comunidade de plantas hospedeiras da família Asteraceae que determinam a riqueza de espécies de endófagos de inflorescências (capítulos) na escala local. Espero que a abundância de capítulos e o tempo de floração devam estar positivamente relacionados à riqueza de insetos endófagos de capítulos. Por sua vez, o maior isolamento taxonômico das plantas deve determinar um número menor de insetos endófagos que as exploram. Pretendo, verificar as seguintes previsões:

- Espécies de plantas com maior produção de capítulos na área possuem maior riqueza local de espécies de endófagos.
- Espécies de plantas que produzem capítulos durante um período de tempo mais extenso têm maior riqueza de espécies de endófagos
- O número de plantas do mesmo gênero/subtribo/tribo presentes na comunidade para uma dada hospedeira está positivamente relacionado com a riqueza de endófagos associados a ela.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem de campo

Para verificar os efeitos das características das populações e da comunidade de Asteraceae na riqueza de insetos associados foram realizadas coletas periódicas entre agosto de 2001 e agosto de 2002. As amostragens foram realizadas dentro de uma área de 6 ha, onde foram sorteados os locais de 20 transeções. Cada transeção tinha uma área de 150 m² (5m por 30m), sendo que as vinte transeções totalizaram 5 % da área de estudo. Ao longo do ano de coleta foram mantidos intervalos de aproximadamente duas semanas entre as coletas, totalizando 26 amostragens. Em cada data de amostragem, foram contadas todas as plantas com pelo menos uma flor em antese nas 20 transeções para obter uma estimativa da abundância de cada espécie de hospedeira. Também foram contados os capítulos em flor do primeiro indivíduo de cada espécie encontrado em cada transeção até o limite de 10 plantas para cada espécie. A estimativa da produção de capítulos de cada espécie de hospedeira consistiu no produto da abundância de hospedeira e do número médio de capítulos produzidos por planta. As espécies de Asteraceae na área de estudo que não ocorreram nas transeções também foram registradas. Para cada espécie foram produzidas exsiccatas para confirmação e testemunho de identificação, que foram depositadas na coleção do Laboratório de Interação Inseto-Planta do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas.

Amostras de capítulos foram coletadas para a criação de insetos endófagos. Cada amostra consistiu em capítulos provenientes de uma planta. As plantas incluídas na coleta de capítulos foram encontradas em caminhadas ao acaso dentro da área de 6 ha demarcada e os capítulos foram retirados ao acaso. Foram coletados capítulos de até 30 plantas de cada espécie de hospedeira para a criação dos insetos. Para evitar qualquer alteração da fenologia floral dos indivíduos acompanhados para a contagem de capítulos nas transeções, foram coletados capítulos somente das plantas que estavam fora das transeções.

Criação e identificação dos insetos endófagos de capítulo

A criação de inseto endófagos de capítulos foi realizada em laboratório. Cada amostra de capítulos foi acondicionada em recipiente plástico de 80ml com tampa larga e abertura de ventilação coberta com tela de nylon. Este modo de obtenção de insetos herbívoros nos fornece observações seguras sobre as associações entre os insetos e suas hospedeiras.

A inspeção das amostras de capítulos foi feita em intervalos de dois dias retirando todos os insetos adultos que emergiram. As criações foram mantidas durante um período de dois meses, para que grande parte dos insetos vivos pudesse completar os estádios imaturos e emergir. Os insetos foram separados em morfoespécies, das quais a maior parte foi identificada até espécie, com exceção dos insetos da família Cecidomyiidae, que requerem o uso de caracteres tanto de adultos como de imaturos (Gagné 1994). Todos os insetos foram montados ou fixados em álcool a 70% e depositados na coleção entomológica do Laboratório de Interações Insetos-Plantas do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas.

Análise de Dados

Foram escolhidas duas características populacionais e uma característica da comunidade de Asteraceae para parametrizar três fatores potencialmente determinantes da riqueza de insetos endófagos de capítulos: 1) pico de produção de capítulos na área estimado para cada espécie de hospedeira, 2) tempo de floração, medido como o número de datas de amostragem em que a hospedeira estava em flor, 3) número de espécies da mesma tribo na área de estudo como medida de isolamento taxonômico. Além disto, como o número de amostras total de capítulos é fortemente influenciado pela abundância e tempo de floração da hospedeira, foi incluído o número de amostras para criação coletadas de cada espécie de hospedeira para controlar este efeito. Este procedimento foi adotado devido à impossibilidade de obter amostras maiores de capítulos para as espécies de hospedeiras pouco abundantes. Em 13 (40%) espécies foram obtidas mais que 20 amostras de capítulos para a criação de insetos endófagos. Outras 13 (40%) hospedeiras forneceram menos de 20

amostras, enquanto que seis espécies (20%) foram registradas sem que fossem coletadas amostras para a criação dos insetos endófagos.

A estimativa do número de capítulos produzidos por cada espécie de hospedeira na área foi obtida por meio do produto entre a abundância de plantas na área e o número médio de capítulos por planta, para cada data de coleta. O pico do número de capítulos de cada espécie foi utilizado como estimativa da abundância de recurso.

$$= H_{sd} \cdot C_{sd}$$

PC_{sd} : Produção de capítulos na área para espécie s na data d .

H_{sd} : Abundância da hospedeira em flor da espécie s na data d .

C_{sd} : Número médio de capítulos por planta da espécie s na data d .

Para as análises estatísticas, foi utilizada a análise de rota que se destina a quantificar rotas causais em redes de interações (Mitchell 1992, 2001) representando uma das mais poderosas abordagens disponíveis para analisar relações multivariadas complexas em sistemas não experimentais (Grace e Pugeseck 1998). Essa ferramenta estatística vem sendo mais utilizada em testes de hipóteses evolutivas e ecológicas (Mitchell 1992, Gómez e Zamora, 2000), e diversos trabalhos utilizam análise de rota para estudos de preditores de riqueza de insetos herbívoros (Cornell 1985, Zwölfer 1987, Lewinsohn 1991, Basset 1996). A análise de rota é uma ferramenta adequada para testar as hipóteses propostas neste trabalho devido às relações causais entre as variáveis explicativas escolhidas para riqueza de insetos herbívoros.

Uma ferramenta estatística complementar da análise de rota é a modelagem de equações estruturais (Shipley 1999). Além da influência de cada fator sobre outro, mostrado por cada relação causal no diagrama de rotas, podemos aferir se as correlações entre todas as variáveis obtidas pelo diagrama de rotas estão de acordo com a matriz de correlações observadas. As correlações previstas pelo diagrama são obtidas por meio de modelagem de equações estruturais. A concordância entre as matrizes de correlações (prevista e observada) é verificada por meio de um teste de ajuste. Foi utilizado o módulo RAMONA de análise de rota e modelagem de equações estruturais do programa Systat 8.0

(1998). A máxima verossimilhança de Wishart foi usada como método de estimativa para avaliar os coeficientes de rota padronizados. Para medir o ajuste do modelo, foi usada a raiz quadrada do erro médio de aproximação (RMSEA) (Systat 7.0 1997 pág. 659).

O modelo de análise de rota

Além das rotas propostas (relações e efeito) no modelo para testar as hipóteses deste trabalho, foram consideradas as relações causais entre as variáveis explicativas da riqueza de insetos endófagos. Sabe-se que a duração da floração de uma população depende, em parte, do tamanho populacional (Bolmgreen 1998). Como a abundância de plantas está incorporada na produção de capítulos, a rota (a) foi incluída no modelo (Figura 1).

O número total de amostras tem uma inevitável dependência da produção de capítulos e do tempo de floração das hospedeiras. Para as espécies raras não foi possível encontrar 30 plantas para a coleta de capítulos. Isso levou o tamanho amostral a uma dependência da abundância de hospedeiras. Por isso, foram incluídas no modelo as relações causais entre a produção de capítulos (b) e o tempo de floração (c) com o número total de amostras (Figura 1). Para diminuir o efeito do tamanho de amostral foram utilizadas nas análises somente espécies que tiveram acima de três amostras de capítulos coletadas. Já a dependência com o tempo de floração ocorreu devido ao acréscimo de amostras no volume total de amostras a cada data de coleta em que determinada espécie estava em flor.

Este modelo permite verificar se existe um efeito direto da produtividade ou duração de floração sobre a riqueza de endófagos, além de seu efeito indireto, vinculado ao número total de amostras. Em outros estudos, o tamanho amostral pode ser uma variável arbitrariamente determinada pelo investigador. Aqui o protocolo de campo estabelece que o número total de amostras é uma variável dependente do tamanho da população de hospedeiras.

Foi analisado outro modelo de análise de rota em que foram utilizadas as mesmas variáveis explicativas do modelo anterior e a riqueza de insetos endófagos especialistas como variável resposta. Foram considerados insetos especialistas as espécies de endófagos que utilizaram preferencialmente apenas uma tribo. Espécies que foram criados mais de dois indivíduos em mais de duas tribos foram considerados generalistas.

Como em muitas técnicas paramétricas, a análise de rota pressupõe que a distribuição dos resíduos é normal. Isto acontece mais provavelmente quando as variáveis provêm de distribuição normal (Mitchell 2001). Por isso as variáveis que não apresentaram distribuição normal (Shapiro-Wilk $p < 0,05$) foram transformadas da seguinte forma:

- Raiz quarta da estimativa do *número de capítulos* produzidos na área.
- Logaritmo do *número de amostras* de capítulos coletadas para a criação de insetos.
- Raiz quadrada da *riqueza de insetos* endófagos.

O número de espécies de plantas co-tribais (ou tamanho da tribo) não apresentou distribuição normal com nenhum tipo de transformação.

Para as espécies de hospedeiras que tiveram o número total de amostras maior que 20 foi feitas correlações da produção de capítulos e do tempo de floração com a riqueza corrigida de espécies de endófagos de capítulos. A riqueza de endófagos foi corrigida em 23 amostras de capítulos (ver Lewinsohn 1991) por meio de curvas de rarefação usando o programa EstimateS (Colwell 2000).

RESULTADOS

Comunidade de Asteraceae

Trinta e duas espécies de Asteraceae de sete tribos foram registradas em toda a área durante o período de estudo (Tabela 1). Deste conjunto somente 26 (71%) espécies foram encontradas nas transeções e estas foram as espécies com uma estimativa de abundância maior que 20 indivíduos na área de 6 ha. A tabela 1 mostra as espécies das quais foram coletados capítulos para a criação de insetos. A tribo Eupatorieae foi a mais representativa na comunidade de Asteraceae, com 39% das espécies (Figura 2). Grande parte de sua floração esteve concentrada entre os meses de abril a maio de 2002 com um pico de abundância registrado em abril de 2002 (ver capítulo 1). O gênero *Chromolaena* teve maior número de espécies. As espécies *Chromolaena odorata*, *C. pedunculosa* e *C. squalida* foram as mais abundantes desta tribo, tendo um tempo de floração de 4,5, 4 e 4 meses respectivamente (Tabela 1). Estas três espécies tiveram as maiores riquezas de endófagos associados aos seus capítulos, sendo *C. odorata* a espécie com maior riqueza de insetos de toda a comunidade de Asteraceae. A floração da espécie *Campuloclinium sp1* teve uma baixa sobreposição temporal com as demais espécies de sua tribo, sendo também muito abundante na área.

A tribo Vernonieae compôs 28% das espécies, apesar da baixa abundância da tribo que teve um pico de 16 indivíduos em flor nas transeções (ver capítulo 1). A espécie *Vernonanthura membranacea* foi a mais abundante, com um tempo de floração de 4,5 meses e *Piptocarpha rotundifolia* foi registrada em 14 eventos de amostragem, tendo uma floração descontínua. Grande parte das espécies desta tribo era rara, sendo encontrado apenas um indivíduo nas transeções ou nenhum (Tabela 1).

As espécies *Gochnatia pulchra* e *G. barrosii* foram as únicas representantes da tribo Mutisieae, a segunda sendo a espécie que atingiu o maior pico de abundância de plantas em flor, com a maior produção de capítulos registrada (Tabela 1). A floração desta tribo ocorreu principalmente no período entre maio a setembro. *G. pulchra* teve o início e o pico de floração anterior aos de *G. barrosii*. Estas espécies tiveram os maiores tempos de floração com 7 e 5 meses de floração respectivamente.

A tribo Astereae teve baixa abundância e riqueza (Tabela 1). As principais espécies desta tribo foram *Conyza bonariensis* e *Baccharis dracunculifolia*, ambas espécies abundantes em sítios alterados e tidas como ruderais. Elas apresentaram florações separadas no tempo, produzindo uma distribuição bimodal de capítulos. Das quatro principais tribos, esta foi a primeira a florescer depois do período de seca em dezembro de 2001.

As demais tribos apresentaram baixa riqueza e abundância na comunidade de Asteraceae, tanto na riqueza de espécies quanto na abundância. A riqueza de espécies em cada tribo também é um reflexo de suas riquezas regionais. A tribo Eupatorieae tem a maior diversidade no Brasil, com pelo menos 616 espécies seguida de Vernonieae com 442 espécies (Barroso 1986).

Insetos endófagos

Das amostras de capítulo emergiram insetos endófagos pertencentes às ordens Díptera (Tephritidae, Cecidomyiidae e Agromyzidae), Lepidoptera (Pterophoridae, Tortricidae, Pyralidae e Gelechiidae), e Coleoptera (Apionidae). Ao todo foram criados 8887 indivíduos adultos pertencentes a 32 espécies (Tabela 2).

Entre os dípteros, os insetos da família Tephritidae apresentaram maior abundância e riqueza, com 4350 (49%) indivíduos de 15 (47%) espécies. As duas espécies mais abundantes desta família foram *Xanthaciura chrysura* e *X. mallochi*, com 1617 e 1723 indivíduos, representando respectivamente 18% e 19% dos adultos que emergiram das amostras. Excluindo as associações com as espécies de hospedeiras em que somente um indivíduo foi criado, nenhuma das espécies de endófagos emergiu de hospedeiras de tribos diferentes.

Os cecidomídeos tiveram três gêneros associados aos capítulos de Asteraceae com um total de 1836 indivíduos (21%) criados (Tabela 2). Este grupo foi o terceiro mais abundante com *Dasineura* como o gênero principal deste grupo. As principais hospedeiras são do gênero *Gochmatia* sendo que 86% dos seus indivíduos emergiram destas plantas. A identificação destes insetos até espécie não é possível somente por características de adultos. Conseqüentemente a riqueza deste grupo é subestimada, não podendo ser feita qualquer afirmação segura sobre o grau de especificidade destes insetos.

A família Agromyzidae teve somente 221 (2.5%) de indivíduos criados com duas espécies (Tabela 2). Apesar da baixa abundância desta família, inclui a espécie mais generalista de todos os endófagos: *Melanagromyza minimoides*. Adultos desta espécie emergiram de 12 espécies de hospedeiras nas cinco principais tribos de Asteraceae. É provável que se trata de um complexo de raças biológicas (*host races*) ou espécies crípticas (Lewinsohn *comum. pess.*).

Apenas a família Apionidae foi registrada entre os insetos da ordem Coleoptera, sendo a segunda família mais abundante. Pouco mais de dois mil indivíduos do gênero *Apion* emergiram, representando 23% dos insetos criados. Estes insetos emergiram somente em hospedeiras da tribo Eupatorieae. Adultos da espécie *Apion sp2* tiveram somente *Mikania cordifolia* como hospedeira principal.

Sessenta por cento das espécies desta guilda local de insetos endófagos emergiram de uma ou duas espécies de hospedeira (Figura 3), sendo que grande parte destas hospedeiras pertence à mesma tribo. A família Tephritidae foi a principal responsável por esta alta especificidade. Os insetos dessa família tiveram como hospedeiras principais espécies pertencentes a uma só tribo. Esse padrão de utilização de espécies já foi mostrado em outros trabalhos em escala regional (Lewinsohn 1988, Prado 1999, Prado *et al.* 2002). Os tefritídeos adultos que foram registrados em outras tribos podem ter ocorrido nelas devido a um processo de substituição de hospedeiro. Esse processo deve ocorrer em duas etapas principais. Primeiro a fêmea reconheceu uma planta que não era sua principal hospedeira e subsequente as larvas destes insetos tiveram que se desenvolver nestas hospedeiras. Esta última hipótese, se verdadeira, mostra que é possível a substituição de hospedeira entre tribos diferentes, sendo um evento muito raro quando considerado o número de indivíduos criados. Entretanto, tal substituição de hospedeira não ocorre além de poucos indivíduos, provavelmente abaixo do número necessário para estabelecer herbívoros nas novas hospedeiras.

Determinantes de riqueza de endófagos

Com exceção do número de espécies co-tribais, ou isolamento taxonômico, todas as outras variáveis mostraram altas correlações entre si (Tabela 3). A produção de capítulos tem alta correlação com o número de amostras para criação de insetos endófagos e com o tempo de floração da espécie. Somente o número total de amostras tem correlação simples com a riqueza de insetos.

Quando são excluídas as espécies de endófagos generalistas, ou seja, aquelas que foram criadas mais de um indivíduo em mais de uma tribo, as correlações com a riqueza de endófagos tem apenas pequenas mudanças (Tabela 3). A maior diferença entre estas duas matrizes ocorre com a correlação entre a riqueza de endófagos e o número de co-tribais, sendo maior na matriz que considera a riqueza de endófagos especialistas.

As matrizes de correlações obtidas pelo modelo de análise de rota escolhido *a priori* não teve uma diferença estatística significativa da matriz de correlações observadas (Tabela 3). Portanto, o modelo escolhido para executar a análise de rota explica todas as correlações observadas entre os fatores. Obtive o índice de 0.000 de RMSEA (*root mean squared error of approximation*), para a diferença entre as duas matrizes de correlações. Este índice não mostrou uma diferença significativa entre as duas matrizes (Tabela 3).

O modelo de análise de rota da figura 4 explica 73,5% da variação da riqueza da entomofauna associada às plantas hospedeiras (Tabela 4), enquanto que no modelo da figura 5 a riqueza de especialistas tem 80,1% da variação sendo explicada pelas variáveis escolhidas (Tabela 4). O tamanho amostral representa grande parte deste efeito explicando 64,5% da variação, enquanto que o número de co-tribais explica 9,0 % desta variação. Como não existe uma relação muito forte entre os números de amostras e de hospedeiras co-tribais, como mostrada pela matriz de correlações (Tabela 3), podemos supor que o número de espécies co-tribais explica aproximadamente 30% da variação na riqueza de insetos endófagos, quando o tamanho amostral não é considerada.

O número de hospedeiras co-tribais torna-se mais importante quando é considerada a riqueza de endófagos especialistas (Tabela 6). Isto indica que a riqueza destas comunidades de insetos é determinada pela história evolutiva de associação entre a comunidade de endófagos e suas hospedeiras. A forte associação destes insetos à suas

plantas hospedeiras nos mostra que a substituição de hospedeira ocorre mais provavelmente dentro de tribos que entre plantas de tribos diferentes.

O número total de amostras foi o principal fator explicativo da variação na riqueza de insetos herbívoros (Figuras 4 e 5). Este fator teve uma alta correlação com a abundância das hospedeiras (Figura 6), que está embutida na variável de produção de capítulos. Por isso a análise de rota mostra um alto coeficiente para a relação causal entre a produção de capítulos e o tamanho amostral. Como a riqueza de insetos não apresentou uma relação direta significativa com a produção de capítulos, independente da amostragem, a relação entre essas duas variáveis ocorreu devido a uma rota indireta por meio do tamanho amostral (Figuras 4 e 5). Entretanto, isso não significa que a produção de capítulos não seja um fator determinante da riqueza de insetos endófagos de capítulos, já que o tamanho amostral é em si um reflexo da abundância de hospedeira.

A correlação simples entre o tempo de floração e a riqueza de insetos não ocorre devido a uma relação causal direta entre estas duas variáveis (Figuras 4 e 5). A correlação entre estas variáveis foi mediada por outras duas: o pico de produção de capítulos e o tamanho amostral. O tempo de floração é determinado pelo pico de produção de capítulos, ou mais precisamente, pela abundância de hospedeiras que está embutida nesta última. O pico de produção de capítulos, por sua vez, é co-determinante do número total de amostras. Este último determina grande parte da variação na riqueza de herbívoros. Com exceção do tamanho amostral, reflexo da abundância e produtividade, somente o isolamento taxonômico, medido pelo número de co-tribais, explica a variação no número de insetos endófagos de capítulos associados a Asteraceae nesta comunidade local.

Para controlar o efeito do tamanho de amostragem foram feitas curvas de rarefação para as 13 espécies de hospedeiras em que houve mais de 20 indivíduos amostrados para criação. As correlações da riqueza corrigida pelo tamanho amostral com o tempo de floração e com a abundância de capítulos produzidos pelas hospedeiras mostram que a riqueza de herbívoros não está relacionada com estas variáveis (Figuras 7 e 8). Entretanto, a tribo Mutisieae pode ter a riqueza de insetos endófagos subestimada devido à associação com a família Cecidomyiidae. Para esta família não foi possível identificar os insetos até o nível de espécies devido às dificuldades descritas anteriormente. Portanto, quando a tribo Mutisieae é excluída das análises de correlações com a riqueza de insetos corrigida, a

produção de capítulos mostra uma correlação marginalmente significativa ($n = 11$, $r = 0.549$, $p = 0.080$) e o tempo de floração mantém correlação não significativa ($n = 11$, $r = -0.410$, $p = 0.210$).

DISCUSSÃO

Entre os fatores locais explorados neste estudo, o número total de amostras foi a principal variável explicativa da riqueza local de endófagos de capítulo, seguida pelo número de co-genéricas, ou isolamento taxonômico. Lewinsohn (1991) sugeriu que o isolamento taxonômico é um processo que ocorre nas duas escalas: evolutiva e ecológica. Na escala evolutiva, os maiores táxons de hospedeiras podem promover o aparecimento de novas associações, facilitando a radiação dos herbívoros para outras espécies e a conseqüente formação de raças biológicas (“host races”) (Zwölfer e Romstöck-Völkl 1991). Na escala ecológica as hospedeiras taxonômicamente relacionadas formam um conjunto de recursos que, em combinação, podem sustentar maiores populações de herbívoros (Lewinsohn 1991).

Já o mecanismo proposto por Straw e Ludlow (1997) não considera o efeito de outras plantas hospedeiras que ocorrem no local. Os herbívoros que se alimentam de hospedeiras raras podem ter sua população sustentada por outras mais abundantes que são taxonômicamente relacionadas. Além disto, a relação entre abundância de recurso e o tamanho de populações de herbívoros associados não é tão simples. Populações de herbívoros podem responder positivamente à abundância de recurso como proposto neste trabalho anteriormente, mas outras não têm nenhuma relação ou até mesmo uma relação negativa (MacGarvin 1982). Os fitófagos especialistas se alimentam principalmente de plantas abundantes (Barone 1998), sendo que em monoculturas ocorre uma explosão populacional desses herbívoros (Root 1973). Conseqüentemente, há uma diminuição na diversidade de herbívoros. Grande parte desta queda na diversidade é devido a uma diminuição na equitabilidade, não sendo tão evidente a diminuição da riqueza de herbívoros (Root 1973). Root (1973) argumenta que herbívoros especialistas poderiam deslocar competitivamente os herbívoros generalistas em monoculturas, mas também propõe outra hipótese complementar: a necessidade dos insetos generalistas por recursos encontrados em outras plantas ou pela estrutura mais complexa de uma policultura.

Marques *et al.* (2000) mostraram uma relação positiva entre a riqueza de herbívoros e a biomassa de recurso produzido por suas hospedeiras. Este trabalho foi realizado no deserto de Sonora com espécies lenhosas de Fabaceae e toda a comunidade de insetos

herbívoros. Segundo os autores esta relação ocorreu devido à baixa especificidade dos insetos herbívoros estudados. Segundo seus critérios 70% desses insetos são generalistas (oligófagos ou polífagos), capazes de preferir espécies de hospedeiras que oferecem mais recursos em detrimento de outras plantas que produzem poucos recursos aos herbívoros. Um outro exemplo que mostra essa relação é a fauna associada à tribo Cardueae (Asteraceae: Cichorioideae) (Straw e Ludlow 1994). A biomassa total produzida pela população explica cerca 65% da variação da riqueza de insetos herbívoros, tanto de especialistas como de generalistas. Provavelmente os conjuntos de herbívoros capazes de colonizar as hospedeiras dentro dessa tribo são muito semelhantes, não ocorrendo uma variação decorrente do isolamento taxonômico. Portanto, quando consideramos a abundância das plantas hospedeiras e sua relação com o tamanho da entomofauna devemos levar em consideração características como a especificidade por hospedeiro que os insetos apresentam e o nível taxonômico da comunidade de plantas estudadas. Marquis (1991) encontrou uma relação positiva entre a abundância da hospedeira e a riqueza local de herbívoros quando estudou a fauna associada ao gênero *Piper* (Piperaceae) em uma floresta úmida da Costa Rica. Este último trabalho é similar ao estudo de Straw e Ludlow (1997) apresentado, acima em que as comparações entre faunas de hospedeiras são feitas dentro de um grupo taxonômico restrito.

Provavelmente o isolamento taxonômico e a abundância de recursos determinam a riqueza de herbívoros de modo hierárquico. Primeiro, o isolamento taxonômico determina o tamanho do conjunto de espécies de fitófagos que poderiam colonizar as plantas hospedeiras através de processos evolutivos. Em seguida, o tamanho da fauna local seria co-determinada pela quantidade de recurso disponíveis no local. Provavelmente a relação entre a riqueza de herbívoros e a abundância de recursos seria difícil de detectar entre hospedeiras de famílias diferentes, já que o tamanho do conjunto regional de espécies de insetos herbívoros tem uma alta variação. Isso ocorre devido às diferentes histórias evolutivas de associação entre as hospedeiras e a suas faunas de herbívoros, como mostrado por alguns trabalhos que relacionaram o tempo de presença de espécies de hospedeiras em determinadas regiões e suas riquezas de insetos herbívoros associados (Southwood 1961, Kennedy e Southwood 1984).

O isolamento taxonômico foi detectado em insetos endófagos de capítulos como um dos principais fatores analisados por Lewinsohn (1991) tanto na escala regional quanto na local, mostrando a importância da estrutura da comunidade e dos padrões biogeográficos das hospedeiras na determinação da riqueza destes insetos endófagos. Segundo Kennedy e Southwood (1984) as relações de riqueza de insetos herbívoros com os fatores analisados serão dependentes dos grupos taxonomicamente restritos de insetos e/ou plantas que forem considerados. Para o isolamento taxonômico, o nível hierárquico da comunidade de hospedeiras será de grande importância para determinar a influência deste fator. Conforme aumentamos o nível taxonômico (gêneros, tribos, sub-família e famílias) quando são feitas comparações entre faunas de insetos associados às espécies de hospedeiras poderá ocorrer um aumento do efeito do isolamento taxonômico. Este efeito também será influenciado pela especificidade da comunidade de herbívoros. As comunidades de fitófagos generalistas associadas às plantas hospedeiras são muito mais semelhantes entre plantas taxonomicamente (ou filogeneticamente) distantes que comunidades de insetos especialistas. Portanto, as comunidades de insetos generalistas (ou polífagos) poderão ser determinadas pela abundância de recursos produzidos por plantas hospedeiras taxonomicamente distintas, enquanto que a riqueza de insetos especialistas será determinada principalmente pelo número de espécies de hospedeiras taxonomicamente relacionadas.

Este estudo mostrou que o isolamento taxonômico local é um dos determinantes da riqueza de endófagos de capítulos. A quantidade de capítulos teve uma relação pouco clara com a riqueza local insetos. Provavelmente, a diferença entre riqueza regional de endófagos de cada espécie de hospedeira não permite detectar claramente o efeito da abundância de capítulos na riqueza local de insetos. A riqueza destes insetos é influenciada pela riqueza regional de insetos endófagos de capítulos e pelo isolamento taxonômico regional (Lewinsohn 1991). Processos evolutivos que determinam o tamanho desta entomofauna parecem ser os principais responsáveis pela riqueza local, já que grande parte da riqueza é composta por insetos monófagos e oligófagos.

REFERÊNCIAS

- Barone, J. A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 67(3): 400-409.
- Barroso, G. M. 1986. *Sistemática das Angiospermas do Brasil*. Viçosa. Imprensa da Universidade Federal de Viçosa. 443p.
- Basset, Y. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: Predictors of insect variables. *Ecology* 77 (6): 1906-1919.
- Basset, Y. e Burckhardt, D. 1992. Abundance, species richness, host utilization and host specificity of insect folivores from a woodland site, with particular reference to host architecture. *Revue Suisse de Zoologie* 99 (4): 771-791.
- Bolmgren, K. 1998. The use of synchronization measures in studies of plant reproductive phenology. *Oikos* 82(2): 411-415.
- Colwell, R.K. (2000). EstimateS version 6.0. <http://www.viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Connor, E. F.; Faeth, S. H.; Simberloff, D. e Opler, P. A. 1980. Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees. *Ecological Entomology* 5: 205-211.
- Cornell, H. V. 1985. Local and regional species richness of cynipine gall wasps on California oaks. *Ecology* 66(4): 1247-1260.
- Cornell, H. V. e Lawton, J. H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities – a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61(1): 1-12.
- Feeny, P. P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In: *Biochemical Interactions between Plants and Insects* (Wallace, J. e Mansell, R., eds) . *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 1-40.

- Gagné, R. J. 1994. *The gall midges of the Neotropical region*. Ithaca, Cornell Univertisy Press. 352p.
- Gomez, J.M., Zamora, R. 2000. Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Naturalist* 155 (5): 657-668.
- Grace, J. B. e Pugeseck, B. H. 1998. On the use of path analysis and related procedures for the investigation of ecological problems. *American Naturalist* 152: 151-159.
- Kennedy, C. E. J. e Southwood, T. R. E. 1984. The number of species of insects associated with British trees: a reanalysis. *Journal of Animal Ecology* 53: 455-478.
- Lawton, J. H. e Schroder, D. 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature* 265(5590): 137-140.
- Lewinsohn, T. M. 1988. *Composição e tamanho de faunas associadas a capítulos de compostas*. Tese de Doutorado, Unicamp, Campinas.
- Lewinsohn, T. M. 1991. Insects in flower heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a case study on tropical species richness. In *Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes and W. W. Benson, eds) pp. 525-559. New York: John Wiley & Sons.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. New York: Harper and Row, 269p.
- MacGarvin, M. 1982. Species-area relationship of insects on host plants: herbivores on rosebay willowherb. *Journal of Animal Ecology* 51: 207-223.
- Marques, E. S. A., Price, P. W. e Cobb, N. S. 2000. Resource abundance and insect herbivore diversity on woody fabaceous desert plants. *Environmental Entomology* 29(4): 696-703.

- Marquis 1991. Herbivore fauna of *Piper* (Piperaceae) in a Costa Rican wet forest: diversity, specificity, and impact. In *Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes and W. W. Benson, eds) pp. 179-208. New York: *John Wiley & Sons*.
- Mitchell, R. J. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modeling. *Functional Ecology* 6: 123-129.
- Mitchell, R. J. 2001. Path analysis: pollination. páginas 211-231 in S. M. Scheiner e J. Gurevitch, eds. *Design and analysis of ecological experiments*. New York: *Chapman & Hall*.
- Prado, P.I.K.L 1999. *Determinantes de ampla escala das associações entre insetos e plantas: tefritídeos (Diptera) endófagos de capítulos de asteráceas*. Tese de Doutorado, Unicamp, Campinas.
- Prado, P.I.K.L.: Lewinsohn, T. M.; Almeida, A. M.; Norrbom, A. L.; Buys, B. D.; Macedo, A. C. e Lopes, M. B. 2002. The fauna of Tephritidae (Diptera) from capitula of Asteraceae in Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104(4): 1007-1028.
- Rhoades, D. F. e Cates, R. G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In: *Biochemical Interactions between Plants and Insects* (Wallace, J. e Mansell, R., eds) . *Rec. Adv. Phytochem* 10: 1-40.
- Root, R. B. 1973. Organization of a plant arthropod association in simple and diverse habitats – fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43(1): 95-120.
- Shipley, B. 1999. Testing causal explanations in organismal biology: causation, correlation and structural equation modelling. *Oikos* 86(2): 374-382.

- Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79(6): 2057-2070.
- Southwood, T. R. E. 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology* 30: 1-8.
- Straw, N. A. e Ludlow, A. R. 1994. Small-scale dynamics and insect diversity on plants. *Oikos* 71:188-192.
- Strong, D. R., Jr.; Lawton, J. H. e Southwood, R. 1984. *Insects on Plants. Community Patterns and Mechanisms*. Oxford: Blackwell Science Publications, 313p.
- Strong, D. R.; McCoy, E.D. e Rey, J. R. 1977. Time and number of herbivore species – the pests of sugarcane. *Ecology* 58(1): 167-175.
- Systat 1997. *Statistics, Version 7.0 for Windows*. Chicago, SPSS, Inc, 734p.
- Systat. 1998. *Version 8.0*. Chicago SPSS, Inc.
- Zwölfer, H. 1987. Species richness, species packing, and evolution in insect-plant systems. *Ecological Studies* 61:301-319.
- Zwölfer, H. e Romstöck-Völkl, M. 1991. Biotypes and Evolution of Niches in Phytophagous Insects on Carduae Hosts. In *Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes and W. W. Benson, eds) pp. 487-507. New York: John Wiley & Sons.

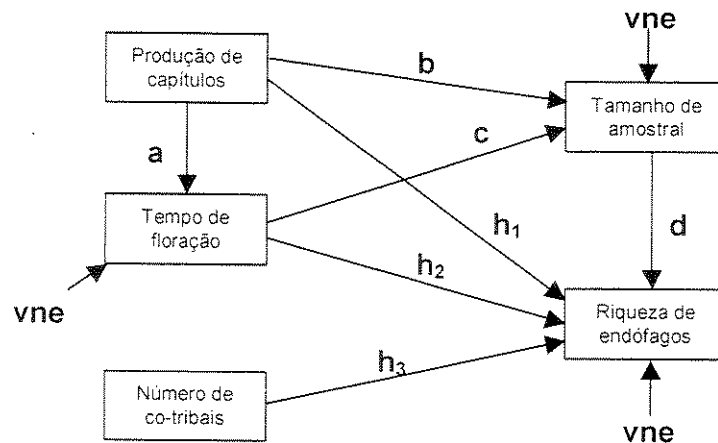


Figura 1: Modelo de análise de rota. *h*: rotas relacionadas aos testes de hipóteses; *a*, *b* e *c*: rotas que representam as relações entre as variáveis explicativas de riqueza de insetos endófagos de capítulo; *vne*: variação não explicada; *d*: rota para controlar o efeito do tamanho amostral.

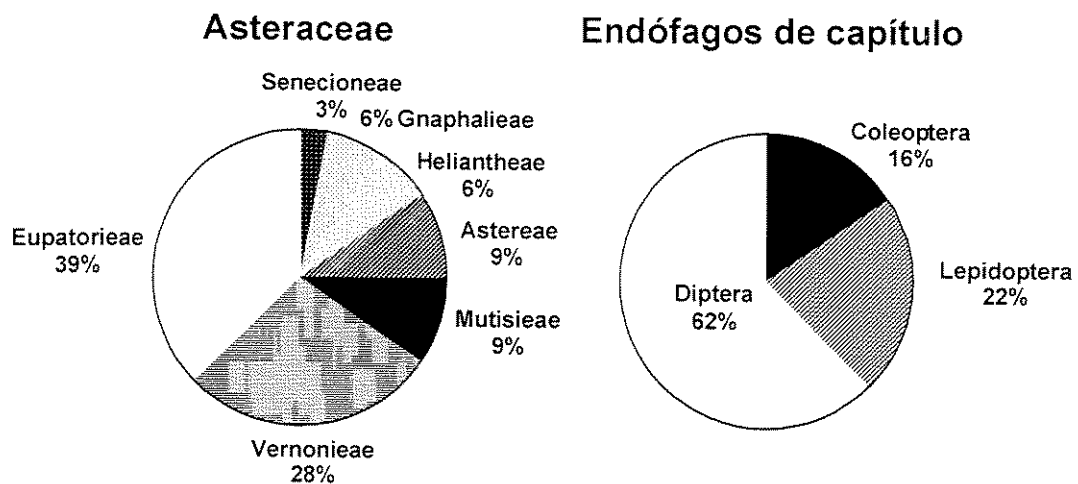


Figura 2: Percentagem do número de espécies de Asteraceae em cada tribo e percentagem do número de espécies de endófagos de capítulos em cada ordem.

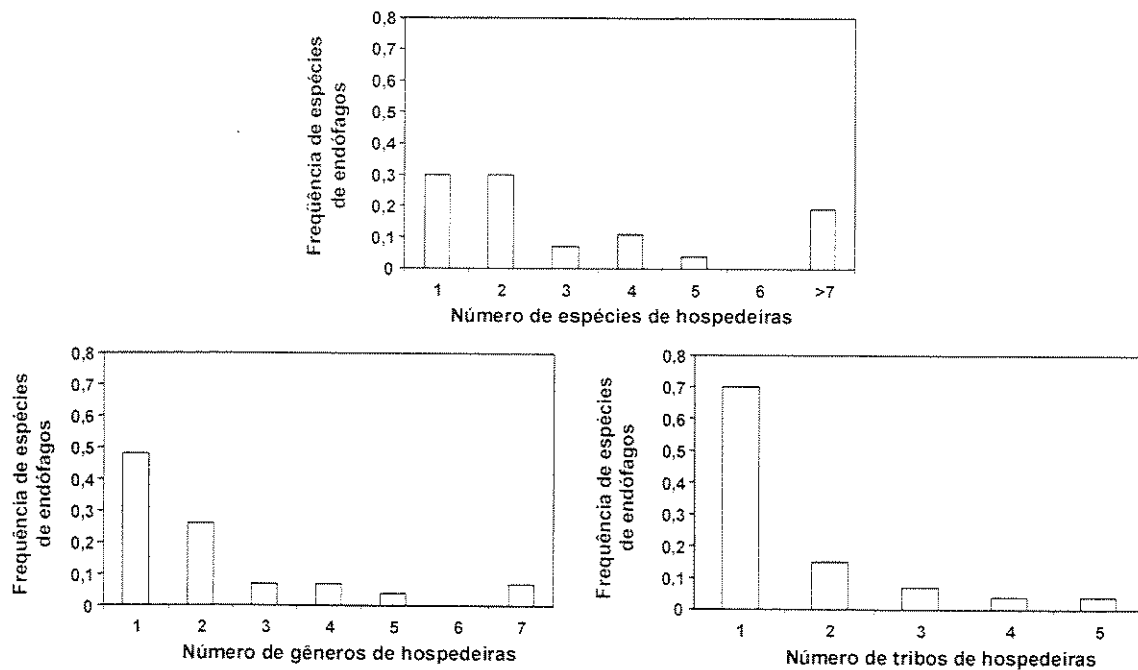


Figura 3: Frequência de espécies de endófagos (n = 27) que utilizam diferentes números de espécies, gêneros e tribos de hospedeiras.

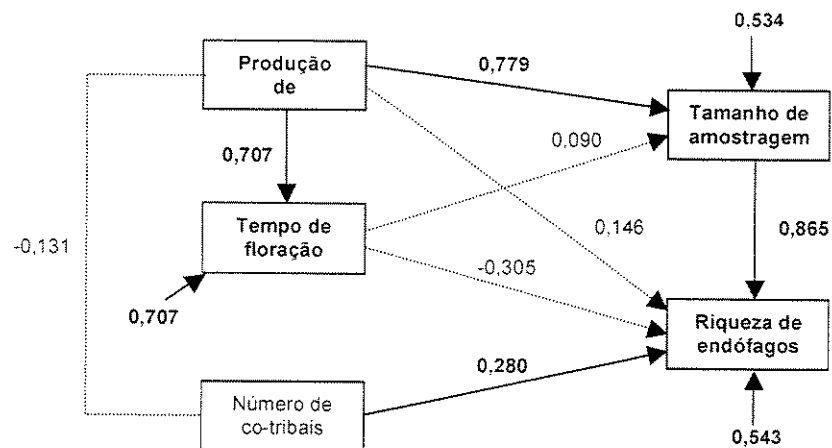


Figura 4: Diagramas de análises de rota para a riqueza total de endófagos de capítulos. As setas simples indicam a direção causal de uma variável sobre a outra, enquanto que as linhas sem seta indicam somente a correlação entre as variáveis. As linhas tracejadas são relações não significativas e as linhas sólidas são rotas significativas (n = 19, p < 0,05).

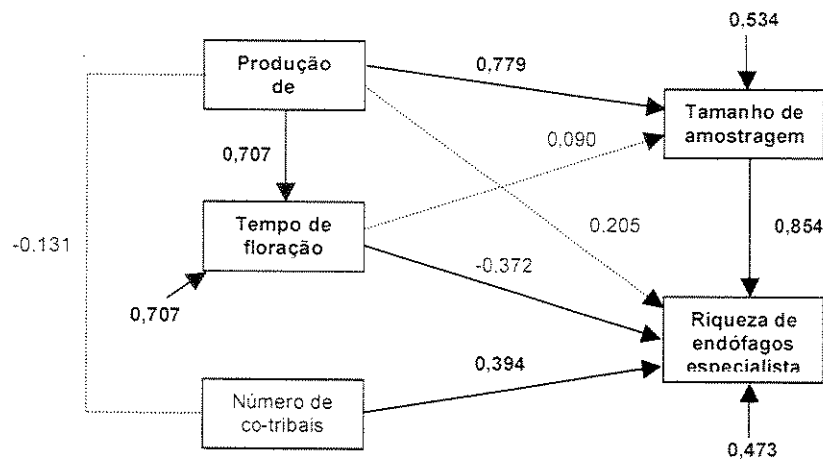


Figura 5: Análise de rota para riqueza de insetos especialistas (que alimentam-se preferencialmente de uma tribo). As setas sólidas indicam rotas significativas ($n = 19$, $p < 0.05$).

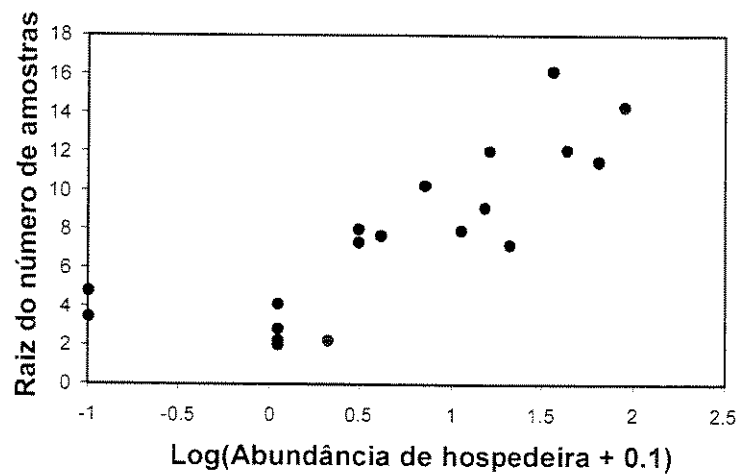


Figura 6: Relação entre abundância de hospedeira e o número total de amostras de capítulos coletadas para a criação de insetos endófagos ($n = 19$, $r = 0.81$, $p < 0.001$).

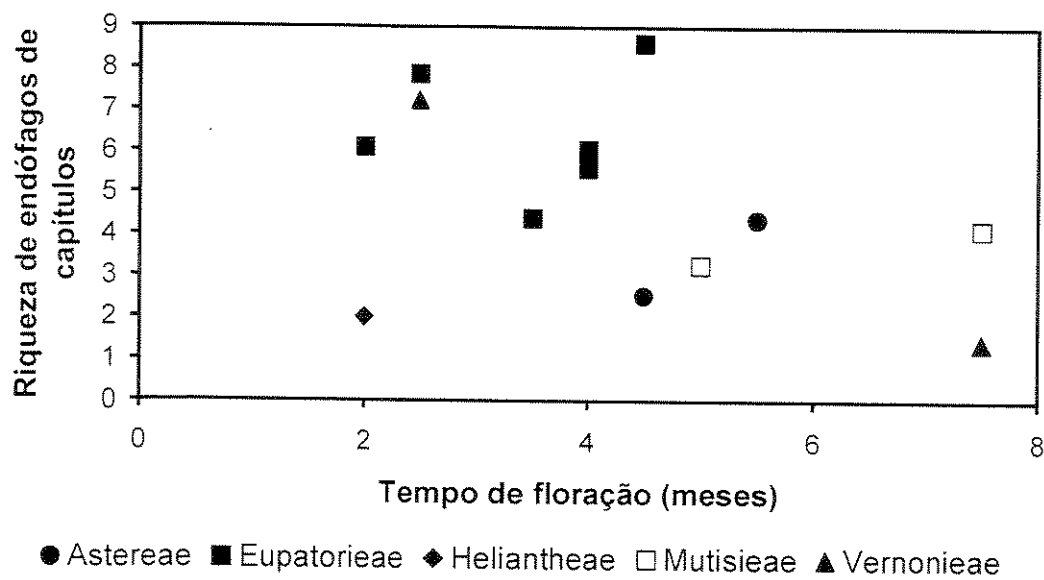


Figura 7: Relação entre o tempo de floração de cada espécie de hospedeira com a riqueza local de insetos endófagos controlada pelo tamanho amostral ($n = 13$, $r = -0,420$, $p = 0,153$).

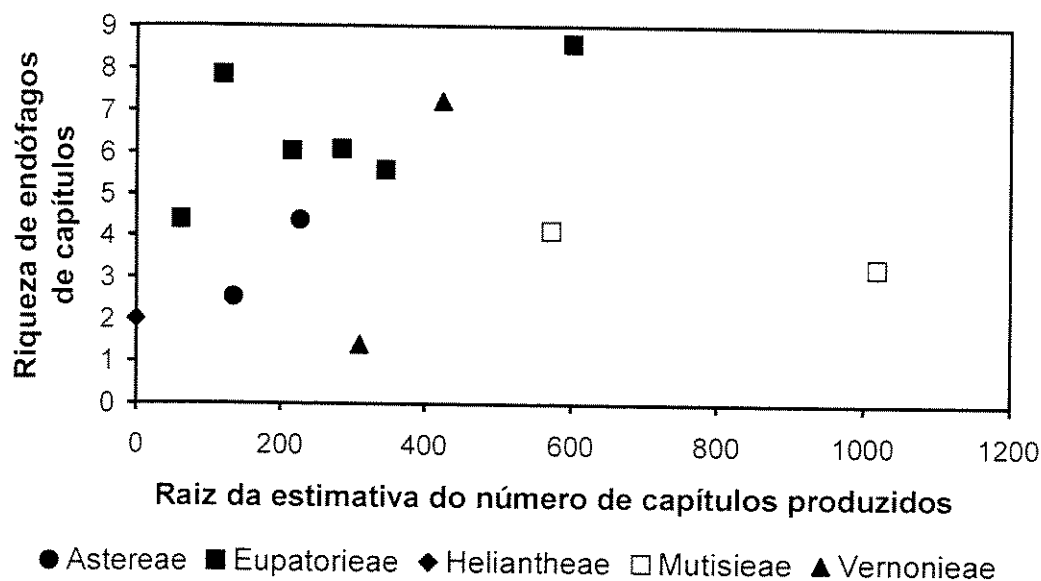


Figura 8: Relação entre raiz da abundância de capítulos produzidos por cada espécie de hospedeira na área de 6ha e a riqueza local de insetos endófagos controlada pelo tamanho amostral ($n = 13$, $r = 0,238$, $p = 0,434$).

Tabela 1: Lista de espécies de Asteraceae das quais foram coletadas características populacionais e amostras de capítulos para criação de insetos endófagos. (*) Estimativa de número de capítulos a partir de exsicatas coletadas para identificação.

Tribo / Espécie de Asteraceae		Pico de abundância de plantas na área	Pico do número de capítulos por planta	Pico de estimativa de capítulos na área	Tempo de floração (meses)	Número de amostras para criação	Riqueza de endófagos
Asteraceae							
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.		220	284	51.068	5,5	63	5
<i>Baccharis tridentata</i> Gaudich.		0	60*	0	0,5	1	0
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist		420	43	18.144	4,5	52	3
Eupatoriaceae							
<i>Campuloclinium</i> sp1		140	568	79.553	2,0	105	7
<i>Campuloclinium</i> sp2		40	36	720	2,0	5	1
<i>Chromolaena chaseae</i> (B.L.Robinson) R.M.King & H.Robinson		60	92	3.880	3,5	64	5
<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M.King & H.Robinson		0	200	0	2,0	12	8
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M.King & H.Robinson		1.280	281	360.064	4,5	132	10
<i>Chromolaena pedunculosa</i> (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Robinson		860	155	118.104	4,0	146	9
<i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M.King & H.Robinson		300	153	45.960	4,0	83	6
<i>Graziella</i> sp1		0	300	0	1,0	2	0
<i>Koanophyllon</i> sp1		20	10*	0	2,0	8	1
<i>Mikania cordifolia</i> Willd.		60	700	14.000	2,5	54	7
<i>Trichogoniopsis adenantha</i> (A.P.Decandolle) R.M.King & H.Robinson		0	5*	0	1,5	3	0
Gnaphaliaceae							
<i>Achyrocline satureioides</i> Gardn.		20	48	960	2,0	17	1
<i>Gnaphalium</i> sp1		0	0	0	0,5	1	0
Heliantheae							
<i>Heliantheae</i> sp1		40	3*	0	1,5	1	0
<i>Viguiera</i> sp1		0	5*	0	2,0	23	2
Mutisicaceae							
<i>Gochnatia barrosii</i> Cabrera		1.780	582	1.035.248	5,0	205	6
<i>Gochnatia pulchra</i> Cabrera		720	545	326.940	7,5	261	6
Vernoniaceae							
<i>Chresta sphaerocephala</i> DC.		20	27	540	3,0	5	1
<i>Lessingianthus bardanoides</i> (Less.) H.Robinson		20	4*	0	1,5	3	0
<i>Orthopappus angustifolius</i> Gleason		20	486	9.720	2,5	3	1
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> Baker		80	1.500	95.152	7,5	59	2
<i>Vernonanthura ferruginea</i> (Less.) H.Robinson		20	155	3.100	2,5	4	1
<i>Vernonanthura membranacea</i> (Gardner) H.Robinson		320	560	179.296	4,5	145	7

Tabela 2: Endófitos de capítulos criados das amostras de capítulos provenientes da Reserva Biológica de Moji Guaçu.

Táxon	Número de indivíduos	Número de hospedeiras	Número de tribos de hospedeiras	N de datas de amostragem em que ocorreu
DIPTERA				
Tephritidae				
<i>Xanthaciura mallochi</i>	1723	3	2	10
<i>X. chrysura</i>	1617	8	1	6
<i>X. sp1</i>	726	6	1	8
<i>X. biocellata</i>	66	3	1	6
<i>Cecidochara conexa</i>	8	4	2	4
<i>Cecidochara fluminensis</i>	42	2	1	5
<i>Tomoplagia cf. reimoseri</i>	60	1	1	4
<i>Tomoplagia sp1</i>	19	2	2	6
<i>Tomoplagia sp2</i>	13	3	2	7
<i>Tomoplagia minuta</i>	1	1	1	1
<i>Dyseuaresta spB</i>	20	2	2	3
<i>Neomyopites sp1</i>	13	4	1	4
<i>Trupanea sp1</i>	4	3	1	3
<i>Euarestoides sp5</i>	32	2	1	7
<i>Plaumannimyia cf. paulens</i>	1	1	1	1
Agromyzidae				
<i>Melanagromyza erechitidis</i>	21	2	1	5
<i>Melanagromyza minimoides</i>	200	12	5	9
Cecidomyiidae				
<i>Dasineura sp</i>	1669	10	4	14
<i>Neolasioptera sp</i>	135	5	2	8
<i>Asphondylia sp</i>	32	6	2	6
COLEOPTERA				
Apionidae				
<i>Apion sp1</i>	403	4	1	6
<i>Apion sp3</i>	1606	4	2	5
<i>Apion sp5</i>	1	1	1	1
<i>Apion sp6</i>	1	1	1	1
<i>Apion sp7</i>	1	1	1	1
LEPIDOPTERA				
Gelechiidae				
<i>Recurvaria sp1</i>	49	4	2	7
<i>Recurvaria sp2</i>	5	1	1	3
Pterophoridae				
<i>Adaina bipunctata</i>	21	2	2	4
<i>Lioptilodes parvus</i>	115	3	2	9
Tortricidae				
<i>Saphenista squalida</i>	208	10	4	9
<i>Argyrotaenia sphaeropa</i>	4	2	2	3
Pyalidae				
<i>Unadilla erronella</i>	65	10	3	10

Tabela 3: Matrizes de correlações para as análises de rota. A linha referente à riqueza de endófagos são as correlações do modelo da figura 4 e a última do modelo da figura 5. Os números entre parênteses são as correlações produzidas pelas equações estruturais, enquanto que os número fora são as correlações observadas (Raiz quadrada média do erro de aproximação (RMSEA) = 0.000, $p = 0.438$).

	Produção de capítulos na área	Número de amostras	Tempo de floração	Número de co-tribais
Número de amostras	0.843 (0.843)			
Tempo de floração	0.707 (0.707)	0.641 (0.641)		
Número de co-tribais	-0.131 (-0.131)	-0.138 (-0.110)	-0.300 (-0.092)	
Riqueza de endófagos	0,617 (0,624)	0,746 (0,762)	0,267 (0,328)	0,231 (0,194)
Riqueza de endófagos especialitas	0,598 (0,611)	0,719 (0,745)	0,198 (0,284)	0,354 (0,307)

Tabela 4: Análise de rota (conforme Lewinsohn 1991) da riqueza total de endófagos de capítulos de acordo com o modelo da figura 4.

Variáveis	Correlação (r)	Coeficientes			Determinação	
		Direto (p)	Indireto (i)	Efeito (e = p + i)	Efeito (e x p)	Total (r x p)
Produção de capítulos na área	0,617	0,146	0,458	0,604	0,088	0,090
Número de amostras para criação	0,746	0,865	-	0,865	0,748	0,645
Tempo de floração	0,267	-0,305	0,078	-0,227	0,069	-0,081
Número de co-tribais	0,231	0,280	-	0,280	0,022	0,065
R ²					0,927	0,719

Tabela 5: Análise de rota da riqueza de endófagos especialistas de capítulos de acordo com o modelo da figura 5.

Variáveis	Correlação (r)	Coeficientes			Determinação	
		Direto (p)	Indireto (i)	Efeito (e = p + i)	Efeito (e x p)	Total (r x p)
Produção de capítulos na área	0,598	0,205	0,402	0,607	0,124	0,122
Número de amostras para criação	0,719	0,854	-	0,854	0,729	0,614
Tempo de floração	0,198	-0,372	0,077	-0,295	0,110	-0,074
Número de co-tribais	0,354	0,394	-	0,394	0,155	0,139
R ²					1,118	0,801

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As comunidades de insetos endófagos de capítulos são influenciadas tanto pelos fatores climáticos quanto por certas características da fenologia da comunidade de Asteraceae. Conseqüentemente variações regionais dos fatores climáticos podem levar a modificações destas comunidades e da estrutura de interações locais entre esses herbívoros e suas plantas hospedeiras.

O capítulo 1 mostrou que a variação da comunidade de insetos endófagos de capítulos está relacionada aos fatores climáticos (temperatura média e fotoperíodo) e à fenologia da comunidade de Asteraceae, que se relaciona igualmente com os fatores climáticos. Supondo que as respostas dos insetos herbívoros aos fatores climáticos ocorram devido à utilização dos mesmos sinalizadores temporais que utilizadas por suas plantas hospedeiras, poderíamos concluir que não ocorreriam grandes mudanças na variação da riqueza da comunidade de herbívoros com relação à fenologia da comunidade de hospedeiras. Para isso também deveríamos supor que as interações com os inimigos naturais dos herbívoros não influenciem a comunidade de insetos.

No capítulo 2, o principal determinante de riqueza de insetos associados às hospedeiras foi o número total de amostras, seguido pelo número de co-tribais, ou o isolamento taxonômico local. A substituição de hospedeiras é mais provável em uma mesma tribo que em espécies de tribos diferentes. Esta substituição pode ocorrer devido aos processos relacionados à localização e escolha de hospedeiras, por exemplo, intermediadas pelos compostos químicos das plantas. Entretanto, devemos considerar a segregação temporal da floração que ocorre entre as tribos de Asteraceae. Plantas que são taxonômicamente (ou filogeneticamente) relacionadas são mais semelhantes na época de floração. Como os insetos sincronizam seu período de atividade com a fenologia de suas hospedeiras, a utilização de novas hospedeiras será mais provável ocorrer quando houver sobreposição com a fenologia das hospedeiras usuais. Estes dois processos podem estar ocorrendo na determinação da fauna de herbívoros associados às plantas hospedeiras.